



Rúben Samuel da Silva Domingos

Mestre em Paleontologia
(Universidade de Évora e Universidade Nova de Lisboa)

Contributo para o conhecimento taxonómico e paleoecológico dos invertebrados do Devónico da Zona Centro-Ibérica (Portugal), sua importância museológica e patrimonial

Dissertação para obtenção do Grau de Doutor em
Geologia

Orientador: Paulo Legoinha, Professor Associado com
Agregação, FCT/UNL
Coorientador: Pedro Callapez, Professor Auxiliar, FCTUC

Júri:

Presidente: Prof. Doutor Fernando José Cebola Lidon
Arguentes: Prof. Doutor Fernando Carlos Lopes
Prof. Doutor Manuel Francisco Costa Pereira

Vogais: Doutor Pedro Alexandre Pereira Correia
Prof. Doutor Paulo Alexandre Rodrigues Roque
Legoinha
Prof. Doutor Martim Afonso Chichorro



Novembro 2020

2020

**Contributo para o conhecimento taxonómico e paleoecológico dos invertebrados do Devónico
da Zona Centro-Ibérica (Portugal), sua importância museológica e patrimonial**

Rúben Domingos



Contributo para o conhecimento taxonómico e paleoecológico dos invertebrados do Devónico da Zona Centro-Ibérica (Portugal), sua importância museológica e patrimonial

Copyright © Rúben Domingos, Faculdade de Ciências e Tecnologias, Universidade NOVA de Lisboa.

A Faculdade de Ciências e Tecnologias e a Universidade NOVA de Lisboa têm o direito de, perpétuo e sem limites geográficos, de arquivar e publicar esta dissertação através de exemplares impressos reproduzidos em papel ou de forma digital, ou por qualquer outro meio conhecido ou que venha a ser inventado e de a divulgar através de repositórios científicos e de admitir a sua cópia e distribuição com objetivos educacionais ou de investigação, não comerciais, desde que seja dado crédito ao autor e editor.

**Aos meus pais Maria Célia Henriques Domingos e Paulino
Henriques Domingos, dedico esta tese pois sem eles jamais
existiria este trabalho. Obrigado por tudo!**

Agradecimentos

Esta tese não seria possível sem o apoio e contributo de várias pessoas que de uma forma ou de outra me ajudaram a preparar e concluir este trabalho académico. Começo, por isso, por agradecer de forma muito especial aos meus orientadores Prof. Paulo Legoinha e Prof. Pedro Callapez por terem aceitado continuar a ser os meus orientadores desde o mestrado e também pela sua constante disponibilidade, motivação, auxílio e confiança prestados ao longo dos anos. Agradeço de forma igualmente importante ao Doutor Pedro Correia pelo auxílio prestado no campo e laboratório.

Agradeço ao Departamento de Geociências, Ambiente e Ordenamento do Território da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto por me permitir acesso ao seu laboratório de óptica para levar a cabo a observação e registo fotográfico de muitos dos fósseis referidos nesta tese.

Ao Prof. Miguel Ramalho do Museu Geológico do LNEG em Lisboa, ao Dr. Manuel Francisco Pereira do Instituto Superior Técnico de Lisboa, ao João Muchagata do Museu de História Natural da Universidade do Porto e à Dra. Silvia Menéndez do Museo Geominero de Madrid, agradeço a gentileza de me cederem o acesso as coleções do Devónico das suas respectivas instituições.

Agradeço ainda aos investigadores Dr. Willian Bill Ausich (School of Earth Sciences, The Ohio State University EUA.), Dr. Gary Webster (Department of Geology, Washington State University, Pullman, Washington, EUA.), Dr. Rudolf Prokop (National Museum, Department of Palaeontology, Republica Checa.), Dr. Allart P. Van Viersen (Natuurhistorisch Museum Maastricht, Países Baixos.), Dr. Yves Plusquellec (Département des Sciences de la Terre, Université de Bretagne Occidentale, Brest, França.), Dra. Tatiana Modzalevskaya (Department of Stratigraphy and Paleontology, A.P. Karpinsky Russian Geological Research Institute, Saint Petersburg, Russia.), Dr. Ulrich Jansen (Department of Palaeontology and Historical Geology, Senckenberg Research Institute, Frankfurt am Main, Alemanha.), Dr. Sandro M. Scheffler (Setor de Paleoinvertebrados, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil.), Dra. Catherine Cronier (Département des Sciences de la Terre, Université de Lille - Faculté des Sciences et Technologies, Villeneuve-d'Ascq, França.), Dr. Juan Rustán (Department of Earth Sciences, CICTERRA, CONICET-Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.), Dr. David Holloway (Museum Victoria, Melbourne, Austrália.), Dr. Martin Basse (Alemanha) e Dr. Raimund Feist (Institut des Sciences de l'Évolution Montpellier, ISEM, Montpellier, França) por todo o apoio concedido.

Um agradecimento também aos Professores José Carlos Kullberg (Universidade Nova de Lisboa), Paulo Fernandes (Universidade do Algarve) e Martim Chichorro (Universidade Nova de Lisboa) por todas as sugestões e comentários feitos no decorrer da preparação da dissertação de Doutoramento.

Agradeço ainda ao meu primo Telmo Henriques por ter aceitado fotografar algumas das amostras deste trabalho no seu estúdio de fotografia.

Por fim agradeço de forma muito especial aos meus pais, Maria Célia Henriques Domingos e Paulino Henriques Domingos, pois sem eles nunca teria sido possível realizar esta monografia.

Resumo

Esta dissertação apresenta os resultados obtidos com o estudo de diversos depósitos fossilíferos do Devónico ao longo da Zona Centro-Ibérica (ZCI) do ponto de vista taxonómico, paleoecológico, paleoambiental e geopatrimonial.

Procedeu-se à revisão e compilação dos fósseis devónicos arquivados em museus portugueses (LNEG, IST e UP) e o Museo Geominero de Madrid. O trabalho de campo foi realizado em quatro localidades da ZCI (São Pedro da Cova, Rates, Dornes e Portalegre) para reconhecimento de afloramentos e recolha de amostras. Foram recolhidos espécimes de vários grupos taxonómicos, principalmente corais (Tabulata e Rugosa), briozoários, braquiópodes, bivalves, tentaculites, crinoides e trilobites. Além disso, são adicionados possíveis restos de Phyllocarida e / ou Eurypterida (artrópodes aquáticos).

O conjunto faunístico aqui descrito permite datar ou ajudar a confirmar a idade dos vários afloramentos estudados, situando-os principalmente no Devónico Inferior com possibilidade da existência de Devónico Médio na região de São Pedro da Cova. A interpretação paleoecológica das associações fósseis e das características sedimentológicas mostra que os ambientes correspondem a biomas de águas marinhas rasas com sedimentação fina, correntes de baixa intensidade, bem iluminadas, níveis normais de salinidade e com níveis variados de biodiversidade entre os locais. Em alguns locais, a biodiversidade expande-se com a descoberta de uma nova espécie (ainda em estudo) e de novas ocorrências a nível nacional e ibérico, o que mostra o quanto há para explorar no Devónico português. Os fósseis recolhidos durante os trabalhos de campo constituem uma importante contribuição para a valorização das coleções museológicas existentes em diversas instituições portuguesas. Estas novas percepções evidenciam a necessidade de incorporar alguns dos afloramentos devónicos mais relevantes no geopatrimónio português, de forma a protegê-los e conservá-los, uma vez que podem estar em risco devido essencialmente à colheita indevida de fósseis por parte de pessoal não qualificado. A raridade destes afloramentos é outro fator a ter em conta. Fez-se uma síntese dos aspectos geológicos e paleontológicos mais importantes de cada afloramento e um website foi construído para fins pedagógicos e de difusão.

Palavras-chave: Devónico; Taxonomia de invertebrados; Património Geológico; Paleoeecologia; Paleoambiente; Museologia.

Abstract

This dissertation presents the results obtained from the study of several fossiliferous deposits of the Devonian along the Central-Iberian Zone (CIZ) from a taxonomic, paleoecological, paleoenvironmental and geoheritage point of view.

A revision and compilation of the Devonian fossils archived in Portuguese museums (LNEG, IST and UP) and Spanish Geominero (Madrid) were done. Fieldwork was carried out in four locations in the CIZ (São Pedro da Cova, Rates, Dornes and Portalegre) to recognize outcrops and collect samples. Specimens from several taxonomic groups were collected, especially corals (Tabulata and Rugosa), bryozoans, brachiopods, bivalves, tentaculites, crinoids and trilobites. Besides, possible remains of Philocarida and/or Eurypterida (aquatic arthropods) are added.

The set of fauna described here allows dating or helping to confirm the age of the various outcrops studied, placing them mainly in the Lower Devonian with the possibility of the existence of Middle Devonian in the region of São Pedro da Cova. The paleoecological interpretation of the fossil assemblages and sedimentological characteristics show that environments correspond to shallow marine water biomes with fine sedimentation, low-intensity currents, well lit, normal salinity, and variations of biodiversity between locations. In some places, the biodiversity is expanded with the discovery of the occurrence of a new species (still under study) and of new occurrences at national and Iberian level, which shows how much there is to explore in the portuguese Devonian. The fossils collected during the fieldwork constitute an important contribution to the enhancement of the museum collections existing in several portuguese institutions. These new insights highlight the necessity to incorporate some of the most relevant Devonian outcrops in the Portuguese geoheritage in order to protect and conserve them, as they may be at risk due essentially to the improper harvesting of fossils by unskilled personnel. The rarity of these outcrops is another factor to be taken into account. A synthesis of the most prominent geological and palaeontological aspects of each outcrop is present and a website was built for diffusion and pedagogical purposes.

Keywords: Devonian; Invertebrate taxonomy; Geoheritage; Paleoecology; Paleoenvironment; Museology.

Índice

1. Introdução	1
1.1. Âmbito, relevância e abrangência do estudo	1
1.2. Objetivos	3
1.3. Estrutura da tese	4
2. Metodologia do estudo	5
2.1. Planificação e faseamento	5
2.2. Pesquisa bibliográfica	5
2.3. Trabalho de campo e recolha de amostras	7
2.4. Estudo taxonómico	12
2.5. Estudo paleobiológico	14
2.6. Caracterização de geossítios e construção de materiais de valorização	15
2.7. Escrita da dissertação	15
3. O Sistema Devónico, sua importância estratigráfica e biótica	16
3.1. Definição, subdivisões e limites	16
3.1.1. Série Inferior	16
3.1.1.1. Lochkoviano	17
3.1.1.2. Pragian	19
3.1.1.3. Emsiano	19
3.1.2. Série Média	22
3.1.2.1. Eifeliano	22
3.1.2.2. Givetiano	23
3.1.3. Série Superior	24
3.1.3.1. Frasniano	24
3.1.3.2. Faméniano	26
3.1.4. Limite Devónico/Carbonífero	27
3.2. Evolução geodinâmica	28
3.3. Evolução e diversidade biológica	32
3.4. Principais extinções	35
4. Histórico de estudos e acervos paleontológicos do Devónico em Portugal	37
4.1. Contexto histórico dos estudos do Devónico em Portugal	37
4.2. O orógeno Varisco e as zonas de Lotze	44
4.2.1. Zona Cantábrica (ZC)	44
4.2.2. Zona Asturocidental-leonesa (ZAL)	45
4.2.3. Zona Centro-Ibérica (ZCI)	46
4.2.4. Zona de Galiza e Trás-os-Montes (ZGTM)	47
4.2.5. Zona de Ossa-Morena (ZOM)	48
4.2.6. Zona Sul Portuguesa (ZSP)	49
4.3. Coleções de fósseis devónicos em museus ibéricos	50
4.3.1. Museu Geológico de Lisboa (LNEG)	51
4.3.2. Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa	60
4.3.3. Museu de História Natural e da Ciência da Universidade do Porto	64
4.3.4. Museo Geominero de Madrid	70
4.3.5. Outras coleções	77

5. Enquadramento geográfico e estratigráfico.....	78
5.1. Caracterização geográfica da área em estudo.....	78
5.2. Caracterização geológica da área em estudo.....	78
5.3. O Devónico da Zona Centro-Ibérica.....	79
5.3.1. Sector de Rates.....	82
5.3.2. Sector de São Pedro da Cova.....	82
5.3.3. Sector de Dornes.....	82
5.3.4. Sector de S. Julião – Portalegre.....	82
5.4. Caracterização estratigráfica e paleontológica dos afloramentos estudados.....	82
5.4.1. Rates - Jazida 1.....	82
5.4.2. Rates - Jazida 2.....	84
5.4.3. São Pedro da Cova.....	85
5.4.4. Dornes.....	87
5.4.5. S. Julião – Portalegre.....	89
6. Sistemática e taxonomia.....	92
6.1. Fauna descrita neste trabalho.....	92
6.1.1. Cnidária.....	94
6.1.2. Bryozoa.....	114
6.1.3. Brachiopoda.....	116
6.1.4. Molusca.....	159
6.1.5. Tentaculitoidea.....	163
6.1.6. Echinodermata.....	165
6.1.6.1. First occurrence of <i>Tiaracrinus</i> (Crinoidea, Zophocrinidae) in the Devonian of Iberia: Biostratigraphical, palaeoecological, and palaeogeographical implications.....	171
6.1.7. Arthropoda.....	181
6.1.8. Outros.....	193
7. Contexto biostratigráfico e paleoambiental.....	198
7.1. Fósseis estratigráficos e de idade.....	198
7.1.1. Rates (Jazida 1).....	198
7.1.2. Rates (Jazida 2).....	198
7.1.3. S. Pedro da Cova.....	199
7.1.4. Dornes.....	199
7.1.5. Portalegre.....	199
7.2. Associações fósseis e significado ecológico.....	200
7.3. Reconstituição paleoambiental das associações fósseis estudadas.....	201
7.3.1. Rates (Jazida 1).....	202
7.3.2. Rates (Jazida 2).....	203
7.3.3. São Pedro da Cova.....	204
7.3.4. Dornes.....	205
7.3.5. Portalegre.....	206
8. Interesse geopatrimonial dos afloramentos devónicos da ZCI.....	227
8.1. Introdução.....	227
8.2. Preservação das jazidas.....	227
8.3. Aspetos relevantes dos geosítios propostos.....	228
8.3.1. Rates.....	228
8.3.2. São Pedro da Cova.....	230
8.3.3. Dornes.....	231
8.3.4. Portalegre.....	232
8.4. Website (Devónico ZCI).....	233

9. Conclusões.....	238
Referências bibliográficas.....	241

Índice de Figuras

Figura 1.1	Mapa tectono-estratigráfico de Portugal mostrando as localizações das jazidas com fósseis de idade devónica estudadas (adaptado de Ferreira 2000).	3
Figura. 2.1	Fluxograma mostrando as várias fases deste trabalho, desde o seu planeamento à escrita desta tese.	6
Figura 2.2	Afloramento do Devónico de São Pedro da Cova constituído por siltitos finos com níveis oxidados. [Fotografia do autor]	8
Figura 2.3	Afloramento D ¹ _a em Rates constituído essencialmente por siltitos micáceos. [Fotografia de Pedro Correia]	9
Figura 2.4	Rua onde se encontra o afloramento D ¹ _b (corte do lado esquerdo) constituído sobretudo por siltitos finos muito fossilíferos. Na imagem da esquerda alguns dos tritões marmoreados encontrados durante os trabalhos de escavação. [Fotografias do autor]	10
Figura 2.5	Trabalho de campo no afloramento da Península de Dornes, em zona normalmente submersa pela albufeira da barragem de Castelo de Bode constituído essencialmente por arenitos ferruginosos. [Fotografia do autor]	11
Figura 2.6	Afloramento devónico na Serra de São Mamede, Portalegre, constituído sobretudo por xistos finos muito fossilíferos. [Fotografia do autor]	12
Figura 2.7	Observação e registo fotográfico, à lupa binocular, de molde em latex de um espécime de <i>Tiaracrinus quadrifrons</i> descoberto em S. Pedro da Cova e inédito para Portugal e para a Península Ibérica (Domingos <i>et al.</i> , 2010a). [Fotografia do autor]	14
Figura 3.1	Os criadores do termo Devónico. Adam Sedgwick (1785 – 1873) (segundo Grigorescu, 2010) e Roderick Murchison (1792 – 1871) (segundo Lucas & Shen, 2016).	16
Figura 3.2	Cronostratigrafia do Devónico, com indicação do geomagnetismo, marcadores de GSSP, curva eustática, eventos globais (¹³ C, ¹⁸ O) e temperatura da superfície do mar tropical (segundo Ogg <i>et al.</i> , 2016).	17
Figura. 3.3	A - Coluna litológica e biomarcadores importantes em relação ao GSSP do Lochkoviano do Devónico. B - Localização geográfica do GSSP em Klonk, nas proximidades de Suchomasty, República Checa. C - Detalhe da secção do GSSP na parte superior da camada 20 (foto de L. Slavik). D - Táxon usado como marcador índice: <i>Monograptus uniformis uniformis</i> . (foto de <i>Monograptus</i> segundo L. Slavik; coluna e fotografia do afloramento segundo Becker <i>et al.</i> , 2012 in Ogg <i>et al.</i> , 2016).	18
Figura. 3.4	A - Detalhe da secção do nível do GSSP do Pragiano na base da camada 12. Ao lado encontra-se uma placa explicando o estratótipo (foto de L. Slavik. B - Exemplar fóssil de conodonte usado como marcador índice: <i>Eognathodus sulcatus</i> recolhido na camada 12 do estratótipo (Slavik e Hladil, 2004 in Gradstein <i>et al.</i> , 2012). C - Mapa mostrando a localização do GSSP. D - Coluna litológica com os biomarcadores importantes em relação ao GSSP. (Gradstein <i>et al.</i> , 2012).	20

Figura 3.5	A - Detalhe da secção do nível do GSSP do Emsiano na base da camada 9-5. B - e C - Exemplar de conodonte fóssil usado como marcador índice: <i>Eocostapolygnathus kitabicus</i> (Yolkin <i>et al.</i> , 1994 in Gradstein <i>et al.</i> , 2012). D - Mapa mostrando a localização do GSSP. E - Coluna litológica com os biomarcadores importantes em relação ao GSSP. F - Posição geográfica do GSSP na Garganta de Zinzil'ban. (Segundo Gradstein <i>et al.</i> , 2012).	21
Figura 3.6	A - Detalhe da secção contendo o GSSP do Eifeliano, dentro do Happel Hut (foto de K. Weddige). B - Espécime fóssil do conodonte marcador para este andar: <i>Polygnathus costatus partitus</i> . C - Coluna litológica mostrando os conodontes usados como marcadores em relação ao GSSP. D - Localização do trecho (Gradstein <i>et al.</i> , 2016).	22
Figura 3.7	A - Detalhe da secção do GSSP do Givetiano. B - Conodonte marcador: <i>Polygnathus hemiansatus</i> (Walliser, 2000 in Gradstein <i>et al.</i> , 2012). C - Posição geográfica de Jebel Mech Irdane a sudeste de Rissani, Tafilalt. D - Coluna litológica com marcadores biostratigráficos (goniatites e conodontes) (Gradstein <i>et al.</i> , 2012).	24
Figura 3.8	A - Posição geográfica do GSSP do Frasniano no carreamento de Mont Peyroux, sudeste de St. Nazaire de Ladarez. B - Detalhe da secção (foto de R. Feist). C - Coluna litológica com goniatites e conodontes marcadores (com taxonomia actualizada). D e F - Espécime do conodonte indicador, <i>Ancyrodella rotundiloba</i> (foto de G. Klapper) (Gradstein <i>et al.</i> , 2016).	25
Figura 3.9	A - Localização do GSSP do Fameniano a norte de Cessenon. B - Fóssil marcador: <i>Palmatolepis ultima</i> (foto de G. Klapper). C - Perfil estratigráfico sintético com goniatites e conodontes marcadores (baseado nos dados de Klapper <i>et al.</i> , 1993, Schülke, 1995, House <i>et al.</i> , 2000b e Girard <i>et al.</i> , 2005 in Gradstein <i>et al.</i> , 2012). D - Detalhe da secção do GSSP (Gradstein <i>et al.</i> , 2012).	26
Figura 3.10	Coluna estratigráfica sintética do limite Devónico-Carbonífero em La Serre, trecho E no estratótipo em Montagne Noire, França (Gradstein <i>et al.</i> , 2012).	28
Figura 3.11	Evolução geotectónica no Devónico. Círculo vermelho - Localização da CZI no contexto dos mapas. (adaptado de Scotese, 2016).	29
Figura 3.12	Paisagem terrestre no Devónico. Arte de Eduard Riou (1838-1900).	33
Figura 3.13	Diorama representado a vida marinha durante o Devónico. Diorama pertencente à exposição do Museu de História Natural da Universidade de Michigan, nos Estados Unidos da América.	33
Figura 4.1	Joaquim Filipe Nery da Encarnação Delgado (1835-1908) [in Carneiro, 2014]	37
Figura 4.2	Estampa do trabalho clássico de Priem (1911), em que se figuram alguns dos restos de vertebrados do Devónico de Laúndos.	38
Figura 4.3	Capa e contracapa da clássica tese de Carrington da Costa (1891- 1982) [imagem à esquerda, segundo Soares (2009)] com a sua síntese crítica do Paleozoico de Portugal (Digitalização do livro presente no Fundo Antigo da biblioteca da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto).	39
Figura 4.4	Décio Thadeu (1919- 1995), à esquerda, segundo Aires-Barros (1997) e Carlos	

	Teixeira (1910- 1982), à direita, segundo Rocha (2009).	39
Figura 4.5	Uma das estampas de Boogard (1983) mostrando alguns dos conodontes estudados por este autor. Neste caso uma série ontogénica de <i>Icriodus</i> sp. cf. <i>I. brevis</i> .	41
Figura 4.6	Mapa tectonoestratigráfico da Europa mostrando a atual disposição dos vários fragmentos do Orógeno Varisco e as suas respetivas zonas. Adaptado de Murphy <i>et al.</i> (2010).	44
Figura 4.7	Mapa pré-mesozoico da Ibéria apresentando as diferentes Zonas de Lotze que compõem o Maciço Ibérico. Adaptado de Pérez-Estaún <i>et al.</i> (2004).	50
Figura 4.8	Aspeto de duas galerias museológicas de Portugal. A - Galeria de paleontologia do Museu Geológico de Lisboa (LNEG). B - Galeria de Paleontologia do Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. [Fotografias do autor]	51
Figura 4.9	Alguns dos fósseis de vertebrados (ou inicialmente identificados como tal) do Devónico de Laúndos segundo a revisão de Burrow (2017). A - Mandíbula de <i>Ischnacanthus</i> sp., identificado originalmente como <i>Plectrodus mirabilis</i> . B - Espinho de barbatana de <i>Climatius</i> sp., originalmente atribuído a <i>Byssacanthus</i> (<i>Onchus</i>) aff. <i>arcuatus</i> . C - Espécime atribuído a <i>Ischnacanthiformes</i> , originalmente identificado como <i>Campylodus</i> (?) <i>delgadoi</i> . D - Fragmento de Eurypteroidea identificado inicialmente com escama de crossopterígio. E - Espinhode <i>Onchus</i> sp. F - Mandíbulas de Phyllocarida identificados inicialmente como <i>Ctenodus</i> (?) sp. [Fotografias do autor]	52
Figura 4.10	Uma pequena amostra das trilobites presentes na coleção do Museu Geológico de Lisboa. A- Exemplar completo de <i>Proetus oehlerti</i> , agora reconhecida como pertencente ao género <i>Gerastos</i> (Caprichoso <i>et al.</i> , 2016). B - Pigídio de <i>Carringtonotus mendescorreiai</i> , anteriormente identificado como <i>Homalonotus mendes-correai</i> . C - Pigídio de <i>Asteropyge laciniatus</i> , táxon conhecido agora por <i>Treveropyge laciniata</i> (comunicação pessoal com o investigador Martin Basse). D - exemplar parcial de “ <i>Phacops occitanicus</i> ”. [Fotografias do autor]	54
Figura 4.11	Exemplo de vários braquiópodes presentes na coleção do Museu Geológico de Lisboa. A - Amostra com numerosos exemplares de <i>Lusitanispirifer lusitanensis</i> . B1- Placa de rocha com numerosos exemplares de <i>Histerolytes</i> ? sp. B2- Pormenor de B1. C- <i>Hippauyoryx hipponyx</i> , <i>Meclearnites</i> sp., <i>Plicostropheodonta</i> sp., <i>Atyris</i> sp., <i>Platyorthis</i> sp. e rinconelideos indeterminados; D - pormenor da imagem C. E- <i>Schizophoria provulvaria</i> . F - <i>Douvillina taeniolata</i> . [Fotografias do autor]	56
Figura 4.12	Corais rugosos da coleção do Museu Geológico de Lisboa. A - <i>Cyathophyllum</i> sp. B - Exemplares de <i>Cyathophyllum</i> expostos na vitrina dedicada aos fósseis do Devónico; C - <i>Petraia radiata</i> com uma estampa ilustrando um dos espécimes. [Fotografias do autor]	58
Figura 4.13	Outros fósseis de corais devónicos das coleções do mesmo museu. A - Pleurodictyforme indeterminado. O rectângulo mostra, na parte distal o molde externo de uma concha onde o coral estaria fixo em vida. B - <i>Tentaculites</i> aff. <i>scalaris</i> . [Fotografias do autor]	59
Figura 4.14	Algumas trilobites presentes no Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. A - <i>Burmeisterella hexaspinosa</i> definida por Caprichoso (2019). B - Outro espécime de <i>Burmeisterella hexaspinosa</i> . C - Espécime de “ <i>Asteropyge laciniatus</i> ”, agora <i>Treveropyge laciniata</i> (comunicação pessoal com o	

	investigador Martin Basse) representado por molde e contramolde e com molde em gesso do mesmo exemplar. [Fotografias do autor]	61
Figura 4.15	Alguns exemplos de braquiópodes presentes no Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. A - <i>Strophonema</i> aff. <i>steini</i> . B- <i>Spirifer hystericus</i> . C - <i>Spirifer subsulcatus</i> . [Fotografias do autor]	62
Figura 4.16	Exemplos de bivalves, briozoários e tentaculites do Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. A - O bivalve <i>Pterinea</i> cf. <i>lineata</i> . B - O briozoário <i>Fenestella bouchardi</i> . C - Tentaculite sem etiqueta associada. [Fotografias do autor]	63
Figura 4.17	Trilobites do Museu de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto. A - Holótipo de <i>Burmeisterella hexaspinosa</i> representado por molde e contramolde. B - Exemplar quase completo de <i>Cryphaeus laciniatus</i> com etiqueta clássica associada. C - Pigídio de <i>Carringtonotus mendescorreiai</i> com etiqueta associada denunciando a sua identidade original e estampa do mesmo exemplar. D - Céfalo parcial de <i>Phacops</i> sp. [Fotografias do autor]	65
Figura 4.18	Exemplos de braquiópodes do Museu de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto. A - <i>Orbiculoidea</i> sp. B - <i>Strophonema</i> aff. <i>steini</i> . C - Género <i>Filispirifer</i> . D - Outro exemplar de <i>Filispirifer</i> . E - <i>Orthis gervillei</i> . F - Rhynchonellida indeterminado. [Fotografias do autor]	66
Figura 4.19	Outros fósseis presentes no Museu de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto. A - <i>Tentaculites enlongatus</i> . B - <i>Fenestella retiformis</i> . C - Briozoários acantoclacideos. D - Coral rugoso. E - <i>Cyathophyllum</i> sp. F - <i>Pterinea</i> . [Fotografias do autor]	68
Figura 4.20	Vista geral do Museo Geominero de Madrid. [Fotografia do autor]	71
Figura 4.21	Exemplos de braquiópodes do Devónico de Espanha expostos no Museo Geominero de Madrid. A- <i>Schizophoria vulvária</i> . B - Amostra com exemplares de <i>Boucotstrophia guadalperalensis</i> , <i>Paraspirifer chillonensis</i> e <i>Plicostropheodonta lenis</i> . C - Associação de <i>Paraspirifer chillonensis</i> e <i>Fascistropheodonta</i> sp. D - Exemplar de <i>Boucotstrophia guadalperalensis</i> em associação com um pigídio da trilobite <i>Burmeisteria pradoana</i> . E - <i>Atrypa reticularis</i> . F- <i>Euryspirifer pellicoi</i> . [Fotografias do autor]	72
Figura 4.22	Na página anterior, exemplares do coral tabulado <i>Pleurodictyum problematicum</i> do Museo Geominero de Madrid (A a C). Note-se a imagem C, que mostra a impressão de um <i>Pleurodictyum</i> sobre um braquiópode. [Fotografias do autor]	74
Figura 4.23	Na pagina anterior, três exemplos de corais rugosos solitários presentes no Museo Geominero de Madrid. A - <i>Combophyllum marianum</i> . B - <i>Lindstroemia cornuhirci</i> . C - <i>Zaphrentis guillieri</i> . [Fotografias do autor]	75
Figura 4.24	Algumas trilobites Museo Geominero de Madrid. A - Espécime completo de <i>Proetus</i> sp. B - Céfalo de Homalonotinae sp. C - Pigídio de <i>Heliopyge</i> sp. [Fotografias do autor]	76
Figura 5.1	Mapa tectno-estratigráfico de Portugal mostrando as localizações dos afloramentos devónicos estudados em relação às zonas de cisalhamento (destacadas a vermelho e a roxo) que controlaram a sua deformação. Adaptado de Ferreira, (2000).	78

Figura 5.2	Aspeto geral do afloramento da jazida 1 de Rates. [Fotografia de Pedro Correia]	83
Figura 5.3	Excerto da Folha 9-A Póvoa de Varzim da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000 mostrando as localizações das duas jazidas de Rates (Teixeira <i>et al.</i> , 1965). D ¹ _a - Grés micáceos por vezes quartzíticos, localização da jazida 1. D ¹ _b - Xistos argilosos amarelos, localização da jazida 2.	83
Figura 5.4	Aspeto geral da jazida 2 de Rates. [Fotografia do autor]	85
Figura 5.5	Aspeto geral da jazida de São Pedro da Cova. [Fotografia do autor]	85
Figura 5.6	Extrato da Folha 9-D Penafiel (Carrington da Costa & Teixeira, 1957) da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000 mostrando a localização da jazida de São Pedro da Cova no anticlinal de Valongo.	86
Figura 5.7	Localização dos afloramentos observados em Dornes. A- Afloramento da Península de Dornes. B- Afloramento no corte de estrada Dornes-Vales Serrão. Ambos os afloramentos encontram-se na Formação Serra do Luação. a- Fm. de Dornes. b- Fm. Serra do Luação. c- Fm. Serra da Mendeira. d- Fm. Vale Serrão. e- Fm. Foz da Sertã. f- Ordovícico e indiviso. g- Falhas. (Adaptado de Gouvernec <i>et al.</i> 2008).	88
Figura 5.8	Aspeto geral da jazida de Dornes. [Fotografia do autor]	88
Figura 5.9	Extrato da Folha 33-A Assumar (Gonçalves <i>et al.</i> , 1978) da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000 mostrando a localização aproximada das jazidas estudadas em Portalegre.	91
Figura 5.10	Aspeto de uma das jazidas de Portalegre. [Fotografia do autor]	91
Figura 6.1	Anatomia externa e interna de um típico coral rugoso (solitário) (adaptado de McRoberts, 1998).	95
Figura 6.2	Anatomia de um típico coral tabulado (adaptado de McRoberts, 1998).	96
Figura 6.3	Dois espécimes de <i>Pleurodictyum</i> nov. sp. A - Face distal do exemplar escolhido para holótipo da nova espécie. 1- Pequeno coral tabulado não identificado associado ao <i>Pleurodictyum</i> . B - Face proximal do espécime A. 2- <i>Hicetes</i> que estaria originalmente associado ao pequeno coral 1 da fotografia A. C - Face distal de um parátipo da mesma espécie com um braquiópode (<i>Cyrtina</i> sp.). D - Face proximal de C com molde externo do mesmo braquiópode.	98
Figura 6.4	Um dos espécimes de coral rugoso não identificado. Note-se o grau de deformação neste exemplar.	101
Figura 6.5	O exemplar mais completo de coral tabulado indeterminado. Barra de escala: 5 mm.	102
Figura 6.6	Corais rugosos. Barras de escala correspondem a 5 mm, exceto o ultimo espécime que corresponde a 10 mm.	103
Figura 6.7	Amostra contendo o único exemplar de <i>Ligulodictyum</i> encontrado. Apenas foi encontrada a face distal. Barra de escala corresponde a 1 cm.	105

Figura 6.8	Dois corais rugosos indeterminados. Barra de escala corresponde a 1 cm.	106
Figura 6.9	Exemplares de <i>Crassicyclus</i> sp. A - Face Distal. B - Face proximal de A. C - Face distal. D - Face próxima de C. E - Exemplar apenas com a face distal presente. F- Outro exemplar representado apenas pela face distal. Barras de escala correspondem a 1 cm.	108
Figura 6.10	Nas páginas anteriores, espécimes de <i>Kerforneidictyum kerfornei</i> . A - Face distal. B - Face proximal de A. Note-se o <i>Hicetes</i> presente nessa mesma face. C - Face distal de um espécime sem face proximal.	111
Figura 6.11	Especime de <i>Paracleistopora</i> ou <i>Cleistodictyum</i> . Barra de escala corresponde a 1 cm.	113
Figura 6.12	Anatomia de um zoóide que compõem as colônias de briozoários (adaptado de Boardman <i>et al.</i> , 1987).	114
Figura 6.13	Exemplo típico de um fragmento de briozoário fenestelídeo. Exemplar recolhido na jazida 2 de Rates. Os outros exemplares recolhidos correspondem, em grande parte, a fragmentos como este ou a espécimes incompletos de tamanho diminuto e igualmente indeterminados.	115
Figura 6.14	Anatomia geral dos braquiópodes. A - Anatomia interna. B - Morfologia externa da concha. C - Simetria de um braquiópode. D - Morfologia interna da concha (braquiópode articulado). A, B e D adaptadas de Clarkson (1986) e C adaptada de Boardman <i>et al.</i> (1987).	116
Figura 6.15.	Os dois exemplares de <i>Levenea</i> sp. (A e B). Barra de escala correspondente a 50 mm.	118
Figura 6.16	Exemplar de <i>Howellella</i> sp. Barra de escala corresponde a 50 mm.	120
Figura 6.17	<i>Cyrtina</i> sp. A - Placa com três valvas. B - Exemplar quase completo. C- Exemplar deformado.	121
Figura 6.18	Especimes de <i>Eodevonaria</i> (?). A- Tres exemplares associados. 1- Exemplar de <i>Hysterolites</i> ? associado. B - O segundo exemplar de <i>Eodevonaria</i> (?).	123
Figura 6.19	O único exemplar de <i>Iridistrophia</i> (?) sp. descoberto durante o trabalho de campo.	125
Figura 6.20	Exemplares de <i>Parachonetes</i> (?) sp. A e B - Exemplares isolados. C - Exemplar acompanhado de dois espécimes de <i>Hysterolites</i> (?) sp. (identificados com 1).	126
Figura 6.21	O único exemplar encontrado de <i>Orthochonetes</i> cf. <i>verneuili</i> .	128
Figura 6.22	Exemplar de <i>Strophochonetes</i> (?) sp. entre um fragmento do bivalve <i>Pterinea</i> sp. (1) e um espécime do braquiópode <i>Megakozłowskiella</i> (?) sp (2).	129
Figura 6.23	A, B e C - Especimes atribuídos a Chonetidina indeterminados.	130
Figura 6.24	Um dos dois exemplares de <i>Megakozłowskiella</i> (?) sp. O segundo espécime pode ser observado na Figura 6.23., na página 129 marcado com 2.	132
Figura 6.25	Os dois exemplares de <i>Strophonella</i> sp. (A e B).	133

Figura 6.26	Exemplar de <i>Schizophoria</i> (?) sp. Note-se o seu mau estado de conservação.	135
Figura 6.27	Especimes de <i>Schizophoria</i> aff. <i>strigosa</i> (A e B).	136
Figura 6.28	Fragmento de <i>Schizophoria</i> (?) sp. (<i>S.</i> aff. (<i>Eoschizophoria</i>) <i>parafragilis</i>) (indicado pelo numero 1) entre outros fragmentos de braquiópodes indeterminados.	138
Figura 6.29	Único espécime de <i>Sieberella</i> (?) sp. encontrado.	139
Figura 6.30	Acumulação de conchas de Isortidae indeterminados.	140
Figura 6.31	Espécime de <i>Karpinskia</i> sp. (<i>K.</i> cf. <i>fedorovi</i>).	141
Figura 6.32	Espécimes de <i>Plectodonta minor</i> (?) (A a E) A1 - Pormenor de A. Barra de escala corresponde a 5 mm.	142
Figura 6.33	Exemplar de <i>Howellella</i> sp. Barra de escala corresponde a 1 cm.	145
Figura 6.34	Espécimes de <i>Mesodouvillina</i> (?) sp. (A a D). Barra de escala para A e B corresponde a 2 cm. As restantes correspondem a 1 cm.	146
Figura 6.35	Espécimes de <i>Mesoleptostrophia</i> sp. (A a C). Barras de escala correspondem a 1 cm.	149
Figura 6.36	Espécimes de <i>Schizophoria</i> (?) sp. (A a C). A - Espécime com uma tentaculite associada identificada com (1). Barras de escala de A e C correspondem a 50 mm. A de B corresponde a 1 cm.	151
Figura 6.37	Exemplares de <i>Arduspirifer</i> (?) sp. (A e B). Barras de escala correspondem a 50 mm.	153
Figura 6.38	Exemplares de <i>Iridistrophia</i> (?) sp. (A a C). Barras de escala correspondem a 1 cm.	155
Figura 6.39	Espécime de <i>Cymostrophia</i> (<i>Protocymostrophia</i>) (?) sp. Barra de escala corresponde a 50 mm.	157
Figura 6.40	Espécime de Athyridinae indet. Barra de escala corresponde a 50 mm.	158
Figura 6.41	Exemplar de <i>Hysterolites</i> (?) sp. Barra de escala corresponde a 1 cm. Espécimes deste braquiópode de Rates podem ser observados nas figuras 6.18. (página 124) e 6.20. (página 127) marcados com 1.	159
Figura 6.42	Anatomia geral da concha de um bivalve. A - Esquema hipotético da concha de um bivalve mostrando a anatomia externa e interna das valvas e a variedade de características que podem estar presentes em várias espécies B - vista do plano do bivalve (adaptado de Dance, 1992).	160
Figura 6.43	Exemplos bivalves. A e B - Espécimes indeterminados de São Pedro da Cova. Barras de escala corresponde a 5mm.	161
Figura 6.44	Anatomia geral de uma tentaculite. Adaptado de Larsson, (1979) e Wood <i>et al.</i> (2004).	163

Figura 6.45	Algumas tentaculites encontradas. A e B - Espécimes de São Pedro da Cova. C- Espécime de Rates. Barras de escala de A e B corresponde a 5 mm. Barra de escala de C corresponde a 1 cm. O espécime de Dornes pode ser observado na figura 6.36. A (página 152) marcada com (1).	164
Figura 6.46	Anatomia geral de um crinoide. A- Anatomia geral (adaptado de Brusca & Brusca, 2003).	167
Figura 6.47	Os dois espécimes de <i>Botryocrinus</i> sp. (A e B). Barras de escala correspondem a 50 mm.	168
Figura 6.48	Espécime de <i>Pentacauliscus</i> (?) sp. ou <i>Pentagonostipes</i> (?) sp.. Barra de escala corresponde a 50 mm.	169
Figura 6.49	Espécime de <i>Cyclocaudex</i> (?) sp. Barra de escala corresponde a 50 mm.	170
Figura 6.50	Um exemplo dos vários artigos possivelmente pertencentes ao género <i>Botryocrinus</i> (?) Barra de escala corresponde a 50 mm.	181
Figura 6.51	Anatomia simplificada da carapaça de uma trilobite (adaptado de Gon III, 2009).	182
Figura 6.52	O único pigídio de trilobite Phacopinae encontrada na jazida 2 de Rates. Barra de escala corresponde a 1 cm.	184
Figura 6.53	Na página anterior, pigídios de Asteropyginae indeterminadas. Barras de escala correspondem a 1 cm.	185
Figura 6.54	Alguns espécimes de <i>Eocryphops</i> (?) sp. A - Céfalo parcial. B - Céfalo deformado. C - Espécime completo deformado. Barra de escala de A corresponde a 1 cm. Barra de escala de D corresponde a 50 mm.	187
Figura 6.55	Espécimes de Phacopinae indeterminados. A - Céfalo parcial de um espécime com olhos de grandes dimensões. B - Fragmento de céfalo de espécime com olhos de grandes dimensões. C - Exuvio de um espécime. D - Céfalo parcial com olho de grandes dimensões. Barras de escala correspondem a 5 mm.	188
Figura 6.56	Pigídios de Asteropyginae indeterminados (A e B). Barra de escala 50 mm.	191
Figura 6.57	Espécimes de trilobites Acastidae. A - O único céfalo encontrado. Note-se o seu olho de grandes dimensões. B - pigídio com um artigo de crinoide associado. Note-se os espinhos no pigídio.	192
Figura 6.58	Restos de Eurypterida e/ou Phyllocarida. A a C - Mandíbulas de Phyllocarida. D- Fragmento de carapaça de Phyllocarida. E a F - Cutículas de Phyllocarida ou Eurypterida. G - Possível carapaça de Eurypterida. G1 - Contraparte de G. Barras de escala de A a C corresponde a 1 mm. Barra de escala de D corresponde a 50mm. Barras de escala de E e F correspondem a 1 cm.	194
Figura 7.1	Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes na Jazida 1 de Rates. 1 - <i>Ischnacanthus</i> sp. 2 - <i>Onchus tenuistriatus</i> . 3 - <i>Climatius</i> sp. [Burrow, 2017)] 4 - Cefalópode Orthoceratideo. (segundo Pirem (1911). 5 - Braquiopodes (géneros referidos no capítulo 6). 6 - Euripterídeo. 7 - Trilobites Asteropyginae (Segundo Carrington da Costa, 1930). 8 - Phyllocarida. 9 - Bivalves Nuculoidea. A imagem não tem escala.	203

Figura 7.2	Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes na Jazida 2 de Rates. 1 - Crinoides representados por vários taxa (ver capítulo 6 para os géneros reconhecidos). 2 - Corais rugosos. 3 - <i>Pleurodictyum</i> nov. sp. 4 - Briozoários fenestellídeos. 5 - Bivalves com estilo de vida epibentónico. 6- Braquiópodes representados por vários géneros. 7 - Asteroide <i>Palaeaster</i> sp. (segundo Carrington da Costa, 1930) 8 - Bivalve <i>Pterinea</i> sp. 9 - Tentaculites com estilo de vida sedentário (segundo Cornell & Brett, 2003). 10 - Trilobites Calymenina, representadas por vários géneros. (segundo Caprichoso, 2019) 11 - Trilobites Asteroispyginae. 12 - Trilobites Phacopinae. A imagem não tem escala.	204
Figura 7.3	Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes em São Pedro da Cova. 1 - Crinoides diversos. 2 - <i>Tiaracrinus quadrifrons</i> . 3 - Corais rugosos. 4 - Corais tabulados. 5 - Briozoários fenestellídeos. 6 - Outros briozoários. 7 - Braquiópodes. 8 - Bivalves indeterminados que podem ter estilos de vida epibentónicos e/ou endobentónicos. 9 - Tentaculites com estilo de vida sedentário (segundo Cornell & Brett, 2003). 10 - Trilobites Phacopinae, incluindo o género <i>Eocryphops</i> (?). 11 - Trilobites Asteroispyginae. 12 - <i>Ripples</i> . A imagem não tem escala.	205
Figura 7.4	Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes em Dornes. 1- Crinoides. 2 - <i>Ligulodictyum ligulatum</i> . 3 - Braquiópodes diversos. 4- Phyllocarida (segundo Gourvennec <i>et al.</i> , 2010). 5 - Trilobites (segundo Gourvennec <i>et al.</i> , 2010). 6 e 8 - Tentaculites com estilo de vida sedentário (segundo Cornell & Brett, 2003). 7 - Briozoários. A imagem não tem escala.	206
Figura 7.5	Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes em Portalegre. 1 - Crinoides. 2 - Corais rugosos. 3 - <i>Crassicyclus</i> sp. 4 - <i>Kerforneidictyum kerfornei</i> . 5 - <i>Paracleistopora</i> sp. ou <i>Cleistodictyum</i> sp. 6 - Braquiópodes diversos. 7 - Trilobites Acastidae. 8 - Trilobites Proetidae representadas pelo género <i>Gerastus</i> . 9 - Trilobites Asteroispyginae representadas por vários géneros. 10 - Trilobites Phacopinae. 11 - Trilobites Calymenina representadas por vários géneros segundo Caprichoso (2019). 12 - Tentaculites com estilo de vida sedentário (segundo Cornell & Brett, 2003). A imagem não tem escala.	207
Figura 8.1	Aspeto do afloramento da jazida 1 durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]	229
Figura 8.2	Aspeto do afloramento da jazida 2 durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]	230
Figura 8.3	Afloramento de São Pedro da Cova durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]	231
Figura 8.4	Aspeto das litologias de Dornes durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]	232
Figura 8.5	Aspeto das litologias de Portalegre durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]	233

Lista de siglas

Institucionais

ICNF - Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas

IST – Instituto Superior Técnico

LNEG - Laboratório Nacional de Energia e Geologia

FCTUNL - Faculdade de Ciências e Tecnologias da Universidade Nova de Lisboa

FCUP - Faculdade de Ciências da Universidade do Porto

SDS - Subcommission on Devonian Stratigraphy

UE - Universidade de Évora

UP- Universidade do Porto

Geológicas

FAD - First appearance datum

GSSP - Global Stratotype Section and Point

M.a. - milhões de anos

ZAL - Zona Asturocidental-leonesa

ZC- Zona Cantábrica

ZCI - Zona Centro-Ibérica

ZCPTFA - Zona de Cisalhamento Porto-Tomar-Ferreia do Alentejo

ZCSCDB - Zona de Cisalhamento do Sulco Carbonífero Durico-Beirão

ZCTBC - Zona de Cisalhamento Tomar-Badajoz-Córdova

ZGTM - Zona de Galiza e Trás-os-Montes

ZOM - Zona de Ossa-Morena

ZSP - Zona Sul Portuguesa

1. Introdução

1.1. Âmbito, relevância e abrangência do estudo

O Sistema Devónico reveste-se de grande importância, quando contada a história do planeta Terra e da vida que nele habita. Foi neste longo intervalo do Éon Fanerozoico que importantes episódios da evolução da biosfera tiveram lugar, incluindo o aparecimento dos primeiros vertebrados terrestres e das primeiras grandes florestas, sem esquecer outros eventos de igual relevância, como, por exemplo, a proliferação dos peixes e o surgimento das mandíbulas. De igual importância foram os eventos geotectónicos ocorridos durante este mesmo Período, com destaque para a Orogenia Varisca que afetou profundamente o Paleozoico ibérico. Esta orogenia teve o seu início no Devónico e estendeu-se até ao Carbonífero (Pamplona & Ribeiro, 2013).

Dito isto, os registos estratigráficos e paleontológicos deste Sistema na Europa e, mais especificamente, em território português, revelam-se vitais para a compreensão dos diversos aspetos da história geológica destes contextos paleogeográficos. Neste campo, as paleofaunas devónicas de Portugal, encontram-se ainda insuficientemente estudadas. Por esta razão, trabalhos como a presente monografia e o estudo a ela associado, revelam-se como pertinentes e significativos, não só para o detalhar do conhecimento sobre a geologia de Portugal continental, a sua estratigrafia paleozoica e as suas faunas características, mas, também, para o avolumar de dados sobre o Devónico europeu, os seus elementos faunísticos e seu significado em termos de associações fósseis e paleoambientes deposicionais, fósseis característicos e correlações inter-regionais, extinções e biogeografia, provincialismo e endemismos.

Os territórios do interior do país, assim como um pouco da sua faixa litoral, caracterizam-se por extensas áreas constituídas por terrenos paleozoicos (de fácies marinha e lacustre), estando presentes todos os períodos desta Era exceto possivelmente o Pérmico (e.g. Machado *et al.*, 2018). O Câmbrio marinho fossilífero, com paleofaunas de trilobites, é conhecido em vários setores, sobretudo na região a leste do Porto, onde Bernardo de Sousa (1983) reconheceu a sua existência em formações por ele definidas para o Grupo do Douro do “Complexo Xisto-Grauváquico”, mas, também, por exemplo, em Vila Boim, no Alto Alentejo (Teixeira & Gonçalves, 1980; Gonçalves & Assunção, 1970). Por sua vez, o Ordovícico é uma das unidades mais extensas e bem estudadas desde a época de Joaquim Filipe Nery Delgado (1835-1908) e dos seus estudos pioneiros sobre o Paleozoico em Portugal (e.g. Delgado, 1870; 1875; 1886; 1887; 1892; 1905; 1908; 1910), tendo os seus contextos estratigráficos sido objeto de sucessivas contribuições, das quais resultou a descrição de uma riquíssima paleofauna constituída por

invertebrados marinhos, com merecido destaque a nível internacional. Outros sistemas estratigráficos presentes são o Silúrico (de fácies marinha, em grande parte distal) e o Carbonífero de fácies lacustre (restrito à Zona Centro-Ibérica - ZCI, nas regiões Norte e Centro do país) e marinha (típico da Zona Sul Portuguesa, no Alentejo e Algarve), não obstante estes tenham uma representação relativamente menor em termos de diversidade paleontológica e, com exceção do Carbonífero marinho, também geográfica, apresentam, um volume substancial de estudos sobre a sua geologia e conteúdo paleontológico (e.g. Carrington da Costa, 1931; Teixeira, 1938; Teixeira, 1939; Ribeiro *et al.*, 1979; Oliveira, 1983; Lemos de Sousa & Oliveira, 1983; Lemos de Sousa, 1984; Korn, 1997).

Já quanto ao Devónico e por contraposição com o conhecimento mais extenso das restantes sucessões paleozoicas, a grande maioria dos trabalhos até hoje realizados sobre este Sistema, em Portugal, resume-se ao sul de Portugal, em especial nos setores de Portalegre da ZCI, sendo poucos os realizados até hoje com incidência para a região norte do país, nomeadamente nos setores de Valongo e da Póvoa de Varzim. Foi, a escassez de estudos efetuados, por comparação com a revisão da literatura existente para outros sistemas paleozoicos, um dos motivos de estímulo que conduziram à elaboração desta monografia.

Tendo como base operacional de campo os afloramentos com registo estratigráfico de idade devónica da ZCI, as suas jazidas e respetivas paleofaunas de invertebrados fósseis, encetou-se um estudo paleontológico de cariz clássico, repartido por atividades de campo e de laboratório, visando complementar e comparar os acervos já existentes em museus portugueses, parte deles já antigos de várias décadas, ou mesmo de há mais de um século, com novas coleções sistemáticas e com novos materiais inéditos. Neste sentido, de norte para sul, procedeu-se ao estudo e amostragem de jazidas fósseis nos seguintes setores: Laúndos-Rates, São Pedro da Cova, Dornes e Portalegre (Fig. 1.1). Cada uma destas localidades apresenta afloramentos em que a articulação de fácies presente sugere a prevalência da paleoambientes marinhos costeiros a distais, com faunas essencialmente ricas em invertebrados marinhos (alguns vertebrados em Laúndos), com idades compreendidas entre o Devónico Inferior e o Médio e conservadas, na sua grande maioria, em sedimentos finos. Os grupos taxonómicos aqui descobertos, amplamente amostrados no presente estudo, correspondem a corais rugosos e tabulados, briozoários, braquiópodes, moluscos bivalves e tentaculites, crinoides, trilobites, filocarídeos e, ainda, a alguns espécimes de natureza problemática. Sobre eles, a investigação que temos vindo a realizar já resultou nas seguintes publicações: Domingos (2014), Domingos, *et al.* (2016), Domingos *et al.* (2017), Domingos *et al.* (2019), Domingos *et al.* (2020a) onde se regista a nova ocorrência do género *Tiaracrinus* na Ibéria e Domingos *et al.* (2020b) e ainda numa notícia na National Geographic.

1.2. Objetivos

• Objetivo geral

Realizar um estudo dos principais afloramentos e jazidas fossilíferas da CZI com recurso a trabalho de campo, em conjugação com obtenção de dados de coleções museológicas e informação bibliográfica pré-existente. O trabalho de campo tem como objetivo a recolha de novos exemplares fósseis, assim como de informações sobre a estratigrafia e fácies.

• Objetivos específicos

Pretende-se expandir os conhecimentos atuais da taxonomia e paleodiversidade do Devónico da ZCI, assim como sobre a estratigrafia e idade dos afloramentos estudados. Entender a paleoecologia dos fósseis estudados e integrá-la em modelos paleoambientais; Por último, mas não menos importante, pretende-se valorizar os sítios estudados sob o ponto de vista patrimonial, assim como o seu potencial educativo e de divulgação.



Figura 1.1 – Mapa tectono-estratigráfico de Portugal mostrando as localizações das jazidas estudadas, com fósseis de idade devónica estudadas (adaptado de Ferreira 2000).

1.3. Estrutura da tese

Esta tese é composta por oito capítulos, ao longo dos quais se estrutura este trabalho e se desenvolvem as suas várias fases metodológicas. O primeiro capítulo pretende introduzir o leitor ao âmbito do estudo efetuado, assim como os seus objetivos e a estrutura da própria tese.

O segundo capítulo desta monografia explica as metodologias usadas nesta investigação, quer no campo, quer em laboratório, e ainda no estudo das amostras paleontológicas recolhidas. Nele se apresentam ainda um modelo interpretativo e a inventariação e respetiva valorização patrimonial.

No terceiro capítulo discutem-se aspetos gerais relacionados com o Sistema Devónico, entre os quais a sua definição, subdivisões, limites, evolução geodinâmica, biodiversidade e evolução biótica, e eventos de extinção em massa.

Já no quarto capítulo são abordados os principais históricos relacionados com estudos anteriores na temática geral em questão e, ainda, os acervos museológicos com fósseis do Devónico pertencentes a coleções de Portugal e Espanha. Os acervos aqui referenciados pertencem principalmente aos Museus Geológico de Lisboa (LNEG), Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa e Geominero de Madrid. São ainda citadas, a título de referência, outras coleções existentes na Península Ibérica.

O quinto capítulo fornece o enquadramento geográfico e geológico das várias jazidas fossilíferas intervencionadas e discute também a temática do Devónico e do respetivo conteúdo paleontológico e estratigráfico na Zona Centro-Ibérica do Maciço Ibérico, com especial incidência nos sectores estudados nesta tese.

No sexto capítulo procede-se à listagem taxonómica dos espécimes recolhidos nos diversos pontos estudados. Aqui é feita ainda uma introdução aos diferentes grupos que compõem a amostra paleontológica recolhida.

No sétimo capítulo são apresentadas reconstituições paleoambientais para cada um dos locais estudados, assim como as descrições desses mesmos ambientes e por fim referências a fósseis estratigráficos e de idade provenientes tanto das coleções dos museus como da amostragem para esta dissertação.

O capítulo oitavo enfatiza o valor e importância patrimoniais das coleções paleontológicas e afloramentos do Devónico português. Apresentam-se, para esse efeito, elementos de caracterização, valorização, conservação e divulgação (Website).

No nono capítulo apresentam-se as conclusões do estudo. Por fim, apresenta-se toda a bibliografia usada para a elaboração desta dissertação.

2. Metodologia do estudo

2.1. Planificação e faseamento

A investigação conducente à presente tese de doutoramento, foi planificada de acordo com os objetivos expostos no primeiro capítulo, de modo a que a sua realização fosse exequível no espaço de um triénio, considerando a morosidade dos trabalhos de campo, bem como os de preparação, classificação e figuração da coleção de espécimes devónicos, para além da própria idealização e redação da monografia.

Com este propósito, a abordagem metodológica seguida foi subdividida em seis fases consecutivas, com base nos procedimentos levados a cabo durante o respetivo estudo (Fig. 2.1). A primeira fase consistiu, sobretudo, na pesquisa bibliográfica exaustiva dos temas abordados, com vista a um aprofundamento de conhecimentos sobre a temática em estudo e à preparação para o trabalho de campo. Seguiu-se uma consulta das principais coleções de fósseis em museus Ibéricos. Por sua vez, a terceira fase incluiu levantamentos de campo para localização de afloramentos e de jazidas paleontológicas, após o que, posteriormente, se procedeu à sua caracterização estratigráfica e tafonómica, à colheita de amostras e à inventariação patrimonial dos sítios mais relevantes.

Procurou-se, em seguida, detalhar e atualizar a literatura existente sobre paleontologia de invertebrados do Devónico, cuja consulta acompanhou a preparação das amostras em ambiente de laboratório. Uma vez concluídos estes procedimentos, levou-se a cabo o estudo taxonómico dos fósseis, seguindo-se a interpretação paleoecológica e paleoambiental das jazidas estudadas, a par da compilação de dados com vista à sua valorização como geossítios. A apresentação dos dados recolhidos, com destaque para os de natureza taxonómica, para os modelos paleoecológicos e para a componente patrimonial, compreendeu, por fim, uma fase final de escrita da presente monografia, elaborada no âmbito do programa de doutoramento em Geologia da Universidade NOVA de Lisboa. Criou-se ainda um website com o objetivo de divulgar o Devónico na ZCI.

2.2. Pesquisa bibliográfica

Procedeu-se, nesta fase inicial do estudo, a uma pesquisa bibliográfica exaustiva sobre o Sistema Devónico no geral, incluindo a sua definição e formalização, origem histórica, subdivisões, limites, evolução geodinâmica, evolução e diversidade biológica e principais extinções. Do mesmo modo, focou-se o contexto histórico, estratigrafia e paleontologia do Devónico português, com o objetivo de reconhecer e descrever o estado da arte sobre este importante intervalo da geologia portuguesa, enquadrando o estudo a ser realizado.

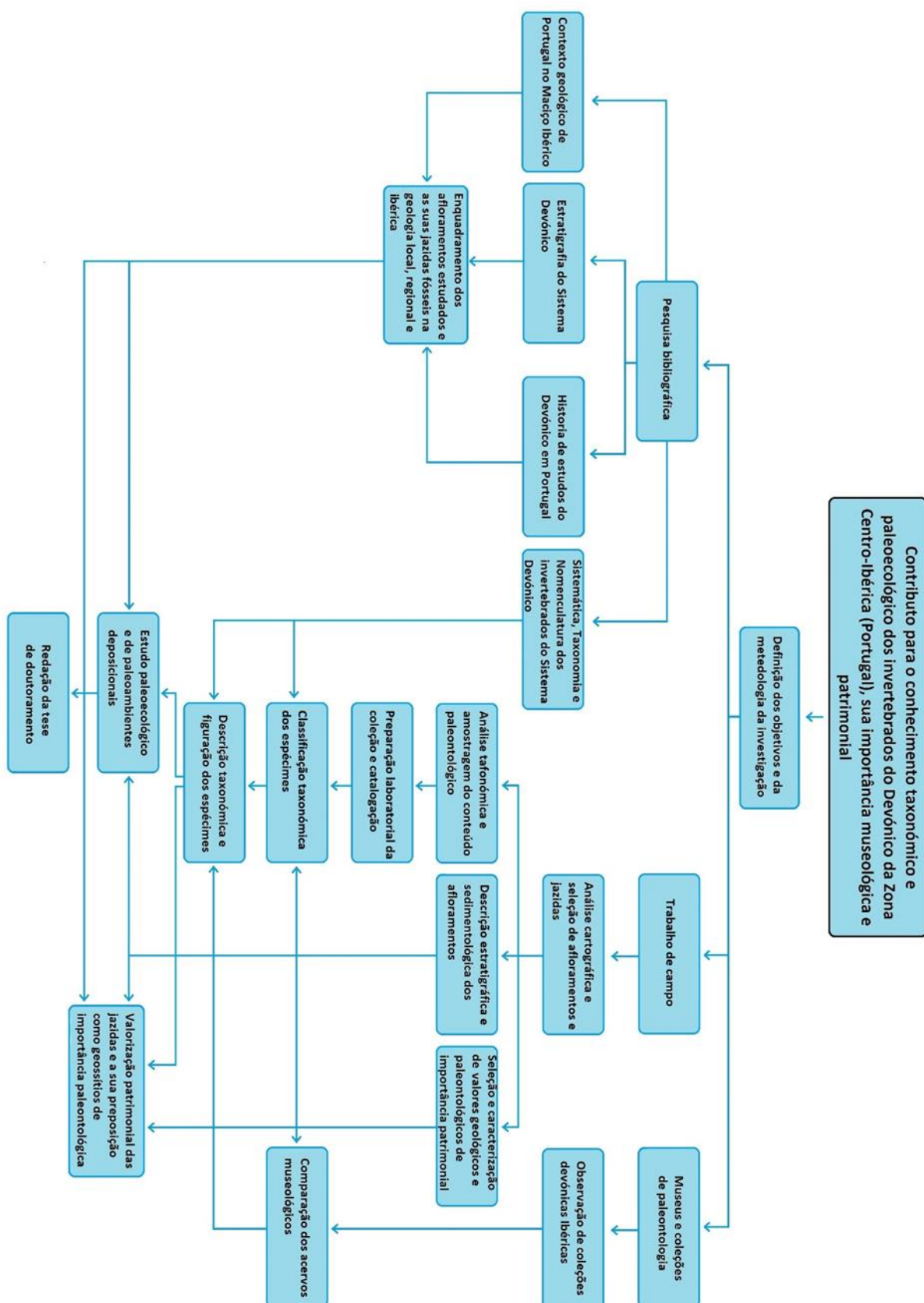


Figura. 2.1 – Fluxograma mostrando as várias fases deste trabalho, desde o seu planeamento à escrita desta tese.

Dentro desta abordagem, procedeu-se ainda à revisão da literatura científica relacionada com a contextualização do Maciço Ibérico na Europa e a sua subdivisão em zonas morfoestruturais (Zonação de Lotze, 1945). Consideraram-se, também, com especial ênfase, os estudos até hoje efetuados nas várias unidades devónicas portuguesas abrangidas pela presente investigação, bem como as suas respetivas áreas limítrofes.

Por fim, realizou-se pesquisa bibliográfica relacionada com aspetos de índole, tafonómica, taxonómica, paleoecológica e paleoambiental, os fósseis de invertebrados estudados e sua relação com os organismos, comunidades e paleoambientes deposicionais devónicos a partir deles inferidos.

A fase de pesquisa bibliográfica incidiu, sobretudo, no primeiro ano da investigação, entre setembro a fevereiro dos anos de 2016-2017, embora carecendo sempre de continuidade durante todo o resto do estudo e consequente fase de redação, como é natural neste tipo de trabalhos.

2.3. Trabalho de campo e recolha de amostras

Numa etapa inicial, a fase de trabalho de campo e recolha de dados que fundamentou o presente estudo, deu continuidade a levantamentos de campo realizados desde 2011, no Devónico da região de São Pedro da Cova (Fig. 2.2), no âmbito da Unidade Curricular de Estágio da licenciatura em Geologia da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto (FCUP), depois de uma nova jazida fossilífera ter sido detetada e a sua potencial importância reconhecida. Os trabalhos neste local continuaram, posteriormente, no âmbito do mestrado em Paleontologia pela Faculdade de Ciências e Tecnologias da Universidade Nova de Lisboa (FCTUNL) e Colégio Luís António Verney da Universidade de Évora (UE) procurando aprofundar os conhecimentos obtidos na unidade curricular anterior.

Em S. Pedro da Cova foi efetuada uma colheita preliminar, ainda em 2011, com o objetivo de se reconhecer o tipo de fauna presente, assim como a sua diversidade e estado de preservação. A partir desses espécimes foi, depois, feita uma tentativa de classificação da coleção, com ajuda de investigadores estrangeiros, especialistas nos vários grupos de invertebrados fósseis amostrados. Tal se revelou necessário perante a escassez, ou ausência, de peritos portugueses que pudessem prestar auxílio.

Nas suas fases iniciais, a abertura das quadrículas foi efetuada com recurso a picaretas e enxadas, com o fim de se retirarem grandes blocos de rocha, para, mais tarde, se desagregarem com recurso ao martelo de geólogo, ponteiro e canivete, a fim de se retirarem os espécimes.

Para além da componente paleontológica, foi, também, efetuado um reconhecimento geológico de detalhe, na vizinhança da jazida, com o objetivo de se conhecerem e localizarem espacialmente as formações litológicas ao redor, e de se providenciar um enquadramento local da jazida estudada. O resultado deste estudo foi um trabalho preliminar sobre a jazida que abriu portas a novos potenciais trabalhos sobre aquele local e o seu conteúdo paleontológico.

Em 2014, tendo por objetivo a realização de uma investigação conducente à preparação de uma dissertação de mestrado, regressou-se ao local de S. Pedro da Cova para continuar o trabalho iniciado no estágio. Depois de sucessivas deslocações ao campo (Fig. 2.2), em que se seguiu a mesma metodologia sistemática de escavação mencionada anteriormente, foi possível obter uma nova amostragem, ainda maior e mais diversa do que a anterior, para cuja classificação foram contactados novamente especialistas estrangeiros, a fim de auxiliarem na complexa de classificação dos fósseis. Nesta fase estenderam-se, também, os objetivos do trabalho de campo, com o fim de se construir um modelo de reconstituição paleoambiental para o Devónico de São Pedro da Cova, com base em dados de natureza sedimentar e paleontológica recolhidos na jazida.



Figura 2.2 – Afloramento do Devónico de São Pedro da Cova constituído essencialmente por siltitos finos com níveis oxidados. [Fotografia do autor]

Já na fase de campo da presente investigação de doutoramento, os trabalhos neste local considerado como uma jazida particularmente relevante para o conhecimento das paleofaunas do Devónico de Portugal, continuaram no período de seis meses seguintes à fase da pesquisa bibliográfica, entre fevereiro e julho de 2017. Durante este intervalo, foram feitas novas incursões

ao campo, recolhendo-se muitos novos espécimes, sobre os quais incidiram as mesmas metodologias de preparação e estudo laboratorial já seguidas em estudos anteriores.

As limitações deste local face às expectativas de um trabalho desta natureza, tendo em conta a relativa dispersão dos afloramentos do Devónico no país, levaram à necessidade de expansão do estudo para outras áreas. Por isso, decidiu-se estender a investigação a outros setores da Zona Centro-Ibérica já conhecidos por conterem sucessões marinhas de idade devónica, nomeadamente os de São Félix de Laúndos-Rates, Dornes e Portalegre.

As jazidas de Rates foram localizadas através de cruzamento de dados da Folha 9-A Póvoa de Varzim, da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000 e imagens do *Google Earth* da mesma região. Esta fase de deteção revelou a presença de duas jazidas distintas, correspondendo às unidades D^1_a (Fig. 2.3) e D^1_b (Fig. 2.4) da referida mancha cartografada. Segundo os levantamentos por nós efetuados, estas duas jazidas são as únicas existentes na região, sendo urgente a sua proteção. Ambas revelaram litologias e conteúdos paleontológicos distintos, que carecem de trabalho de campo, no sentido de atualizar o seu conhecimento desde os anos 90 do século passado.

A unidade D^1_a apresenta um conteúdo paleontológico relativamente pouco diverso, quando comparado com o da unidade D^1_b assim como a presença de litologias bastante mais compactas, que dificultaram o processo de amostragem. Para a sua exploração, foi necessário recorrer ao uso extensivo da picareta para quebrar a rocha. Os fósseis recolhidos consistem, sobretudo, em fragmentos de pequenas dimensões, em conformidade com os já previamente descritos nos escassos trabalhos existentes sobre esta jazida.



Figura 2.3 – Afloramento D^1_a em Rates constituído por essencialmente por siltitos micáceos. [Fotografia de Pedro Correia]

Procedeu-se, também à prospeção dos afloramentos situados em redor desta jazida, sem que, no entanto, tenha sido possível encontrar outras jazidas inéditas. A maioria da envolvente desta zona corresponde, do lado ocidental, a formações estéreis do Carbonífero e, no setor oposto, quartzitos devónicos, também eles estéreis.

Não muito longe da jazida da unidade devónica D^1_a encontra-se a D^1_b (Fig. 2.4) que, em contraste com a anterior, é muito fossilífera. As diversas incursões de campo a este local, revelaram uma fauna rica de invertebrados marinhos, preservados numa rocha menos compacta. Os métodos de extração mecânica aqui utilizados, foram os mesmos já descritos. Como curiosidade, durante um dos trabalhos de campo foi encontrado, por acidente, um abrigo com diversos tritões marmoreados (*Triturus marmoratus*) machos e fêmeas adultos (Fig. 2.4), pelo que os trabalhos tiveram de ser temporariamente interrompidos para mover os animais para lugar seguro.

Os fósseis recolhidos nas jazidas de Rates foram, assim como os de S. Pedro da Cova, sujeitos ao mesmo tratamento de seleção, preparação laboratorial e classificação taxonómica.



Figura 2.4 – Rua onde se encontra o afloramento D^1_b (corte do lado esquerdo) constituído por siltitos finos muito fossilíferos. À esquerda alguns dos tritões marmoreados encontrados durante os trabalhos de escavação [Fotografias do autor]

Em Dornes foi feito o reconhecimento do terreno através de consulta de bibliografia existente sobre o local, tendo-se reconhecido no terreno duas das jazidas nela abordadas. A primeira encontra-se no extremo norte da península onde está localizada a aldeia de Dornes, logo depois do cemitério da pequena povoação. As escavações neste local revelaram uma fauna menos diversa do que em Laúndos-Rates e S. Pedro da Cova, mas composta sobretudo por braquiópodes. O acesso a esta jazida é limitado pois encontra-se na margem da albufeira da barragem de Castelo de Bode e está submersa grande parte do tempo (Fig. 2.5). Apenas se encontra exposta em períodos de seca, durante a qual o volume de água armazenada decresce consideravelmente.

Numa segunda intervenção de campo no setor de Dornes procurou-se localizar outros afloramentos fossilíferos, seguindo a mesma metodologia de campo a partir de análise bibliográfica. Como resultado desta abordagem, localizou-se uma nova jazida num talude da estrada nacional, o qual corresponde ao prolongamento dos mesmos níveis estratigráficos, a partir do local anterior, situado junto ao cemitério da aldeia. A metodologia de recolha mecânica aplicada, com recurso a martelo e escopro, permitiu encontrar uma fauna idêntica à da jazida anterior, procedendo-se, também, ao registo fotográfico do afloramento e das fácies presentes.

Por sua vez, os fósseis de Dornes foram, assim como os de locais anteriores, preparados e fotografados em laboratório, e mostrados a especialistas estrangeiros para apoio na sua classificação.



Figura 2.5 – Trabalho de campo no afloramento da Península de Dornes, em zona normalmente submersa pela albufeira da barragem de Castelo de Bode constituído essencialmente por arenitos ferruginosos. [Fotografia do autor]

Prosseguindo a mesma linha de investigação subjacente à fase campo, seguiu-se, por fim, para a região de Portalegre, setor da ZCI onde o reconhecimento de campo de afloramentos com estratos fossilíferos (Fig. 4.6) se orientou a partir da aldeia de São Julião, localizada na Serra de São Mamede. Procedeu-se, durante uma semana, ao reconhecimento da extensa área de afloramentos localizada em redor desta povoação, seguindo as folhas 29-C Marvão e 33-A Assumar da Carta Geológica de Portugal, à escala 1: 50 000, e imagens do *Google Earth*. Esta abordagem permitiu a localização de alguns afloramentos com fósseis de invertebrados de idade devónica, expostos em taludes de estradas e caminhos, efetuando-se a respetiva colheita de amostragens

representativas, acompanhadas da recolha de dados de natureza tafonómica e sedimentar, cujos espécimes paleontológicos foram trazidos para preparação laboratorial. Para além disto fez-se o reconhecimento de afloramentos vizinhos que se revelaram estéreis.

Na primeira jazida reconhecida, localizada a sul de São Julião, foi identificado um conteúdo paleontológico muito pobre e mal conservado, com artigos de crinoides. Nas jazidas seguintes, o conteúdo paleontológico tornou-se mais abundante e diverso. A fauna recolhida nestas jazidas apresenta semelhanças com a fauna recolhida em Rates, devendo corresponder ambas a intervalo estratigráfico semelhante, de acordo com os fósseis e litofácies presentes.

À semelhança dos anteriores, os fósseis recolhidos em Portalegre foram selecionados, preparados e fotografados em laboratório, com vista à sua classificação taxonómica.

2.4. Estudo taxonómico

No período de 18 meses, coincidente com a porção final da fase de campo, procedeu-se à preparação e estudo taxonómico do material recolhido nos afloramentos estudados (abril a setembro de 2016-2017, até setembro de 2018). A limpeza e preparação dos fósseis recolhidos requereram a utilização de equipamentos mecânicos, assim como a observação de alguns deles (os de menor dimensão) à lupa binocular, com a finalidade de se examinar e assinalar características diagnósticas fundamentais para a devida classificação do conteúdo paleontológico, mesmo em casos em que a preservação deste não seja a melhor.



Figura 2.6 – Afloramento devónico na Serra de São Mamede, Portalegre, constituído sobretudo por xistos finos muito fossilíferos. [Fotografia do autor]

O novo material obtido nos sucessivos trabalhos de campo, foi sujeito a preparação com recurso a martelos, ponteiros e a ferramentas de ar comprimido e vibratórias. Para alguns espécimes foram elaborados moldes em latex, reforçados com uma pequena tira de gaze na base e depois sujeitos a vapores de óxido de magnésio, para serem fotografados posteriormente à lupa binocular (Fig. 2.7). Este método permite a observação de traços específicos que, de outra forma, seriam impossíveis de visualizar no fóssil original.

O estudo taxonómico propriamente dito, teve lugar no período decorrido entre setembro de 2017-2018 a novembro de 2019. A classificação destas amostras revelou-se quase sempre bastante complicada, não só devido ao estado de preservação deficiente de muitos desses registos, subjacente a histórias biostratónicas e fóssil-diagenéticas desfavoráveis, a que se juntou algum grau de deformação associado ao metamorfismo regional, mas também pelo facto da literatura paleontológica sobre invertebrados devónicos ser, em grande medida, ainda incompleta, sobretudo no que diz respeito ao Devónico português, não existindo especialistas na proximidade que nos pudessem auxiliar. Como tal recorreu-se a especialistas estrangeiros, de forma a obterem-se opiniões, conselhos e, em alguns casos, bibliografia complementar que auxiliasse nas classificações.

A nível taxonómico estão presentes nas jazidas como um todo, os seguintes grupos: corais rugosos e tabulados, briozoários, braquiópodes, moluscos bivalves, tentaculites, crinoides, trilobites e filocarídeos, pelo que a diversidade de bibliografia sobre sistemática e taxonomia a consultar foi necessariamente elevada. Uma parte importante destes fósseis são complicados de identificar e muitos são indeterminados ou classificados com dúvida, mesmo com recurso à opinião de especialistas.

No entanto, a qualidade da coleção de estudo e o grau de conhecimento adquirido nesta fase metodológica do estudo, foram suficientes para tentar algumas comparações com coleções de referência. Assim, alguns dos taxa presentes, sobretudo braquiópodes e briozoários encontrados, foram reconhecidos nas coleções dos museus ibéricos visitados (Museu Geológico do LNEG, em Lisboa, Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa, Museu de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto e Museo Geominero de Madrid) embora em pequeno número. Isto pode dever-se, no caso dos museus portugueses, a uma eventual necessidade de revisão e atualização taxonómica das coleções. Desta forma, algumas espécies, sobretudo de braquiópodes, foram também reconhecidas nos museus, sendo outras, nomeadamente de trilobites e de tentaculites, poderão ser comparáveis a certo ponto com os espécimes encontrados nos trabalhos de campo deste estudo, embora não seja possível classificá-las com exatidão.

Como complemento às descrições taxonómicas, foram tiradas fotografias orientadas, standard, dos espécimes mais relevantes, com recurso a máquinas fotográficas (modelos Canon PowerShot

SX120 IS e Canon EOS 6D), ou ainda a uma câmara (Sony Cybershot) acoplada a uma lupa binocular para os espécimes de reduzidas dimensões.

2.5. Estudo paleobiológico

Num período de oito meses (setembro de 2017 a abril 2018), em simultâneo com o estudo taxonómico atrás referido, levou-se a cabo um estudo paleobiológico das associações fósseis presentes nos vários setores, com o objetivo de se conhecer o tipo de paleoambiente em que as comunidades marinhas devónicas correspondentes prosperaram. Para isso recorreu-se aos dados obtidos no estudo taxonómico e juntaram-se dados das observações de campo referentes às lito e biofacies e à estratigrafia local, nomeadamente litologias, estruturas sedimentares, sequências deposicionais, estratonomia e tafonomia.

Em adição a estes dados procedeu-se ainda à aplicação de uma metodologia de comparação dos fósseis com a ecologia de espécies atuais taxonómicamente aparentadas, aplicando critérios da analogia, morfologia funcional e uniformitarismo taxonómico, a fim de se ter uma ideia dos seus hábitos ecológicos nos paleoecossistemas estudados.

Procedeu-se, a partir daí, a elaboração de modelos representativos das paleocomunidades de invertebrados devónicos, ilustrados através de blocos diagramas esquemáticos com figurações dos organismos originais reconstituídas no seu ambiente natural.

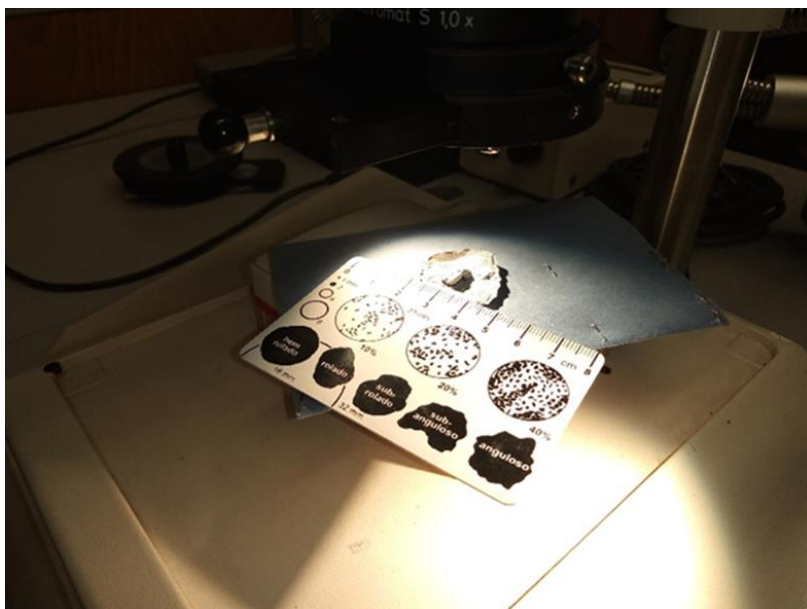


Figura. 2.7 – Observação e registo fotográfico, à lupa binocular, de molde em latex de um espécime de *Tiaracrinus quadrifrons* descoberto em S. Pedro da Cova e inédito para Portugal e para a Península Ibérica (Domingos *et al.*, 2020a). [Fotografia do autor]

2.6. Caracterização de geossítios e construção de materiais de valorização

Nesta etapa, com duração de um ano, decorrida em 2018-2019, procedeu-se a uma inventariação sistematizada das jazidas estudadas, com vista a sua caracterização e formalização como geossítios, e à respetiva valorização patrimonial.

As amostras recolhidas encontram-se organizadas segundo os afloramentos em que foram recolhidas, contendo os vários grupos faunísticos. Esta organização metodológica foi seguida, pois o estudo gira em torno da relação entre as associações faunísticas e os ambientes e localizações onde foram encontradas.

A escassez de afloramentos devónicos em Portugal faz com que seja prioritária a sua preservação e valorização patrimonial. O conjunto de fósseis colhidos no âmbito deste trabalho apresenta um valor incalculável para fins científicos e didáticos, pois enriquece o espólio devónico presente em instituições portuguesas. Neste sentido, os materiais estudados foram integrados nas coleções de paleontologia do Departamento de Ciências da Terra, da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade NOVA de Lisboa, ficando acessíveis à comunidade científica como repositório material e cultural que complementa as próprias jazidas in loco, de onde foram recolhidos. Destes observa-se o potencial pedagógico para o conhecimento e divulgação do Devónico português ao público em geral, pois este Sistema é praticamente desconhecido no nosso país, especialmente se o compararmos com outros Sistemas, como o Ordovícico ou o Jurássico. Torna-se por isso imperioso definir estratégias que protejam afloramentos notáveis deste importante Período da história do nosso planeta.

Para tal, compilou-se informação para inventariação específica de cada jazida e criação de um website com informações relativas a cada um dos locais (litologias, conteúdos paleontológicos, relevâncias patrimonial).

2.7. Escrita da dissertação

Finalizados todos os objetivos do estudo procedeu-se à escrita da dissertação que foi levada a cabo durante os anos de 2019 – 2020, acompanhada de uma atualização permanente das fontes bibliográficas e de revisão final dos conteúdos, nomeadamente os de taxonomia.

3. O Sistema Devónico, sua importância estratigráfica e biótica

3.1. Definição, subdivisões e limites

O Devónico corresponde a um período geológico com cerca de 60 milhões de anos (M.a.) de duração, desde o final do Silúrico (419.2 M.a.) ao início do Carbonífero (358.9 M.a.) (Gradstein *et al.*, 2004). A definição deste Sistema resulta da colaboração de Adam Sedgwick (1785-1873) e Roderick Murchison (1792-1871) em 1839 (Fig. 3.1), depois de um período controverso relacionado com a posição estratigráfica na região de Devon (Inglaterra). A polémica história por detrás da criação deste novo Sistema pode ser lida na obra “The Great Devonian Controversy: The Shaping of Scientific Knowledge among Gentlemanly Specialists”, escrita por Martin J. S. Rudwick em 1985. O Devónico é dividido em Série Inferior (Lochkoviano, Pragiano, e Emsiano), Série Média (Eifeliano e Givetiano) e Série Superior, (Frasniano e Fameniano) (Fig. 3.2) (e.g. Gradstein *et al.*, 2004; Gradstein *et al.*, 2006; Ogg *et al.*, 2016).

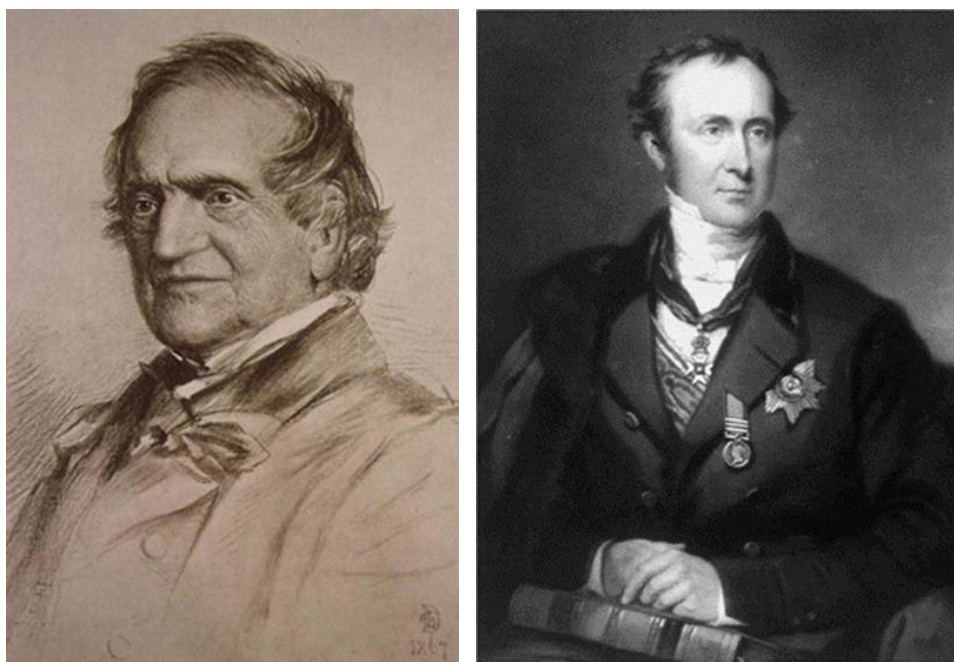


Figura 3.1 – Os criadores do termo Devónico: Adam Sedgwick (1785 – 1873), segundo Grigorescu, (2010) e Roderick Murchison, (1792 – 1871) segundo Lucas & Shen (2016).

3.1.1. Série Inferior

O GSSP correspondente ao limite Silúrico-Devónico e parte basal do andar Lochkoviano (Fig. 3.3), está localizado em Klonk, a 35 quilómetros do sudoeste de Praga, na República Checa.

(Martisson, 1977). Para a definição deste limite foi usado o graptólito *Monograptus uniformis* (Ogg *et al.*, 2016).

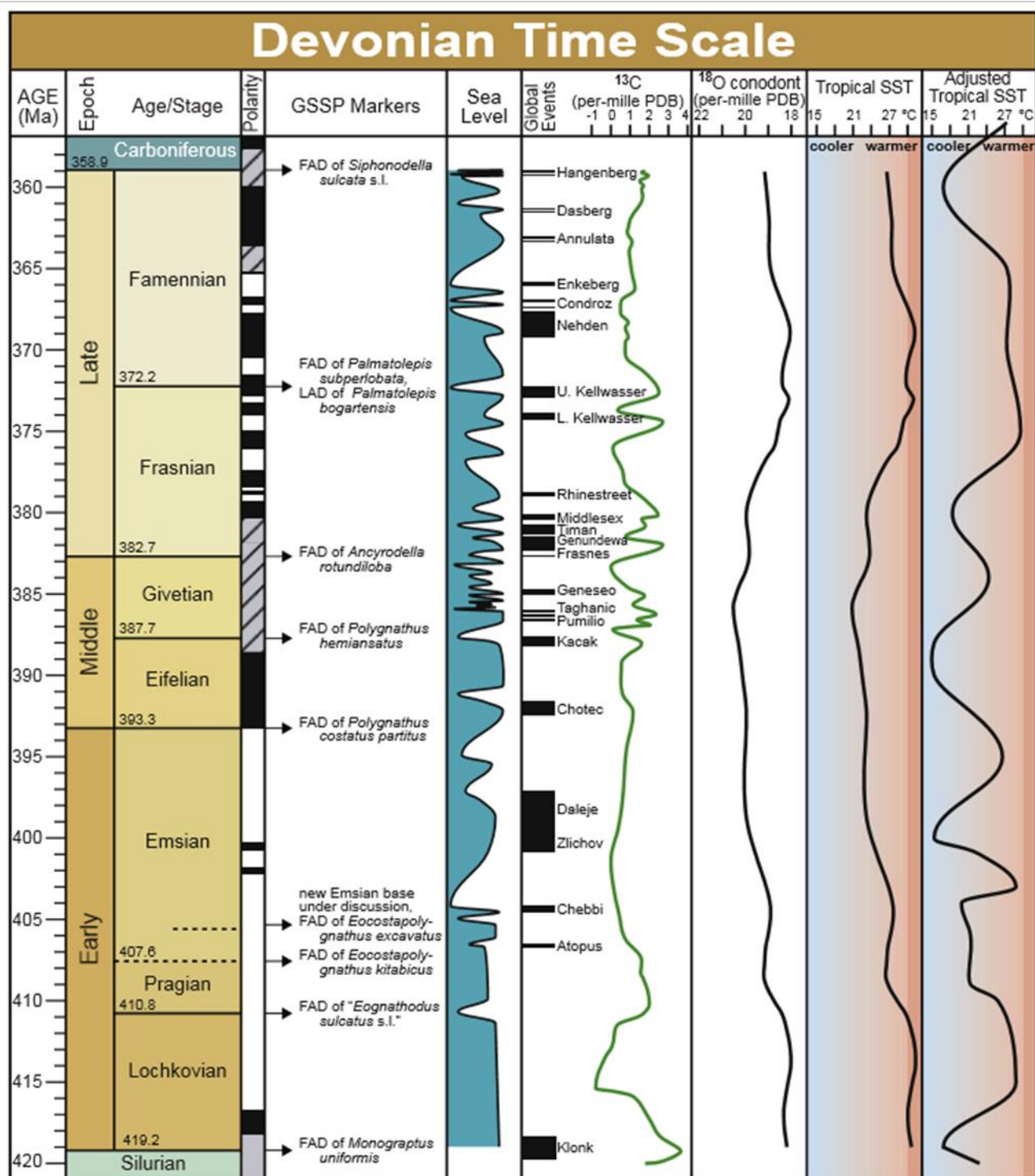


Figura 3.2 – Cronostratigrafia do Devónico, com indicação do geomagnetismo, marcadores de GSSP, curva eustática, eventos globais (^{13}C , ^{18}O) e temperatura da superfície do mar tropical (segundo Ogg *et al.*, 2016).

3.1.1.1. Lochkoviano

O limite inferior deste andar (Fig. 3.3) está datado de há 419.2 M.a., na República Checa com base no FAD de *Monograptus uniformis*, sendo o único andar devónico onde graptólitos são usados para tal (Ogg *et al.*, 2016). O FAD da trilobite *Warburgella rugosa* coincide com o limite em questão (Chlupáč & Kukal, 1977). A estratigrafia do estratotipo foi efetuada por Chlupáč & Hladil (2000), onde os autores elaboraram uma síntese dos trabalhos focalizados na paleofauna e paleoflora existentes no mesmo. Desde Carls *et al.* (2007) que a escala de conodontes foi alvo de revisão e foi notado que, na base do Sistema Devónico, pode conseguir-se uma melhor correlação com o aparecimento de *Caudicriodus hesperius* e não pela zona de *C. woschmidtii* anteriormente aceite (Gradstein *et al.*, 2012). A espécie *C. hesperius* surge no Lochkoviano superior, mais recente que o inicialmente suposto em relação ao presumível descendente *C. postwoschmidtii* (Gradstein *et al.*, 2012).

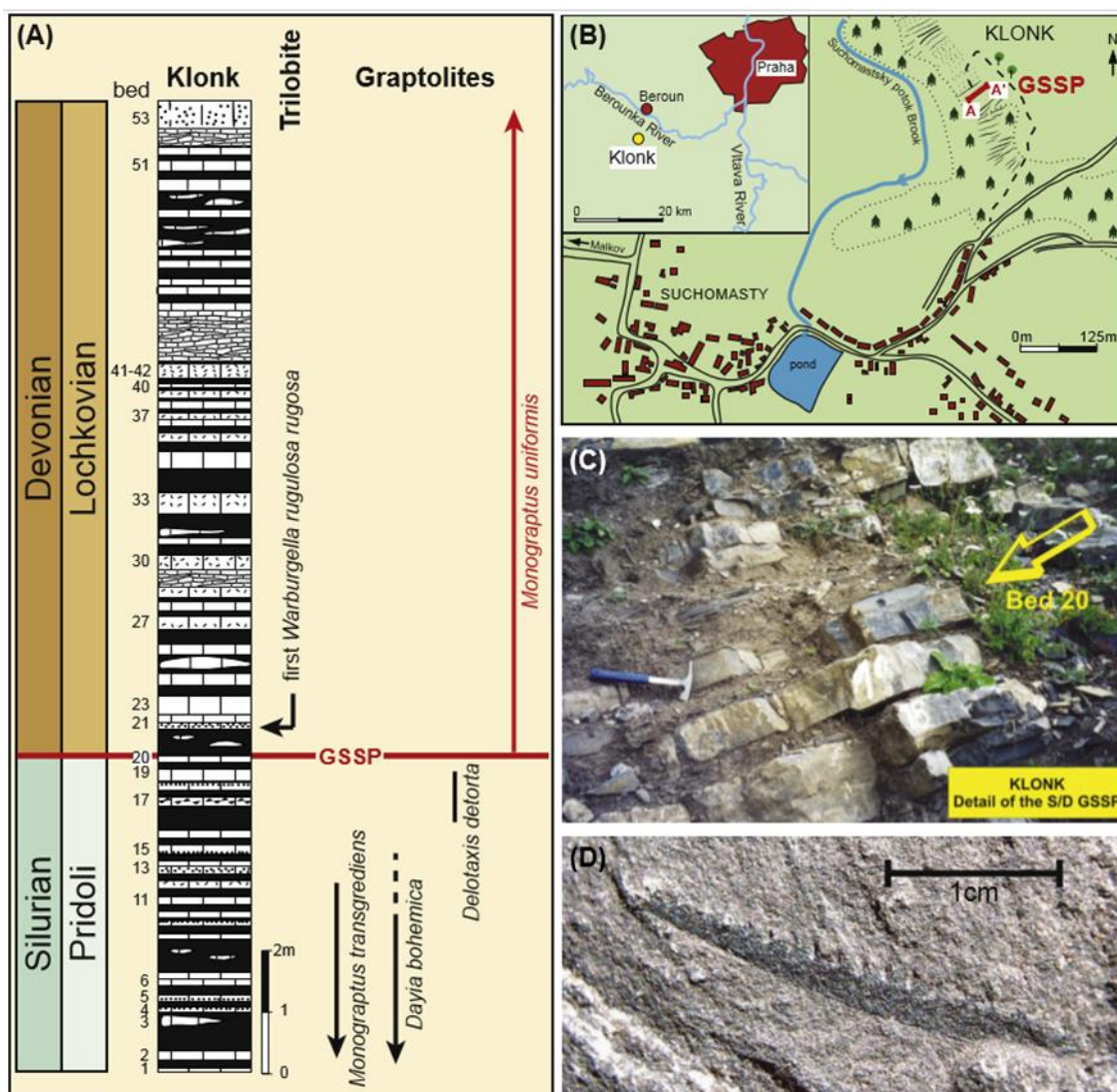


Fig. 3.3 – A - Coluna litológica e biomarcadores importantes em relação ao GSSP do Lochkoviano do Devónico. B - Localização geográfica do GSSP em Klonk, nas proximidades de Suchomasty, República Checa. C - Detalhe da secção do GSSP na parte superior da camada 20 (foto de L. Slavik). D - Táxon usado como marcador índice: *Monograptus uniformis uniformis*. (foto de *Monograptus* segundo L. Slavik; coluna e fotografia do afloramento segundo Becker *et al.* (2012) in Ogg *et al.* (2016).

Todavia, certas zonas carecem de fácies com graptólitos ou conodontes; por isso, Richardson & McGregor (1986) e Richardson *et al.* (2000) utilizaram dados obtidos através do estudo de esporos, para correlacionar estas zonas. As trilobites *Acastella* e *Warburgella* são, de acordo com Gradstein *et al.* (2012) marcadores estratigráficos relevantes para as fácies neríticas correlativas. O limite Silúrico-Devónico situa-se próximo de um pico positivo e significativo de isótopos de carbono-13 (^{13}C) (Saltzman, 2002; Buggisch & Mann, 2004; Kleffner *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2011) que pode ser separado do pico isotópico do Silúrico e do intervalo de extinção (Evento Transgrediens) em Barrandian, Praga, República Checa (Manda & Frýda, 2010).

3.1.1.2. Pragiano

O Pragiano (Fig. 3.4) iniciou-se há 410.8 M.a. e o seu GSSP está localizado em Velka Chuchle, próximo de Praga, República Checa (Chlupáč & Oliver, 1989; Chlupáč, 2000). Em 1987, na província de Alberta (Canadá), estabeleceu-se o aparecimento do conodonte *Eognathodus sulcatus* como marcador de correlação para a base deste andar. Bardashev *et al.* (2002) reviram a taxonomia de exemplares deste táxon, o que resultou num novo género: *Gondwania*. Visto que *E. sulcatus* já não é um marcador para o Pragiano, outros taxa como as tentaculites, da subclasse Dacryoconarida, *Nowakia sororcula* e *N. (Turkestanella) arcuaria*, que surgem ligeiramente acima da camada com o conodonte *E. sulcatus*, num nível, outrora considerado a base do andar Pragiano, revestem-se ainda mais de importância para a definição deste andar (Gradstein *et al.*, 2004).

O GSSP está presente no intervalo de *Eognathodus*, entre a primeira ocorrência do morfotipo beta de *Caudicriodus steinachensis* e ligeiramente abaixo de *N. (T.) acuaria*, sendo que estas espécies apresentam uma ampla distribuição mundial (Gradstein *et al.*, 2012).

A presença de quitinozoários permite, também, a correlação integrada com biozonas de esporos (Gradstein *et al.*, 2012). Uma grande variedade de outros invertebrados surge, também, em redor do GSSP (Chlupáč, 2000).

3.1.1.3. Emsiano

O Emsiano (Fig. 3.5) iniciou-se há 407.6 M.a. (Ogg *et al.*, 2016) e o seu GSSP está localizado nas Gargantas de Zinzi'ban, no Uzbequistão (Yolkin *et al.*, 1998). O surgimento do conodonte *Polygnathus kitabicus* [sinónimo de *Eocostapolygnathus kitabicus* (Becker & Aboussalam, 2011)] é um importante marcador para este andar (Gradstein *et al.*, 2012). A alteração da posição do limite inferior do Emsiano poderá passar dos 407.6 M.a. para um pouco mais recente, com

base no conodonte *Eocostapolygnathus excavatus*, no entanto esta hipótese encontra-se ainda em discussão (Ogg *et al.*, 2016).

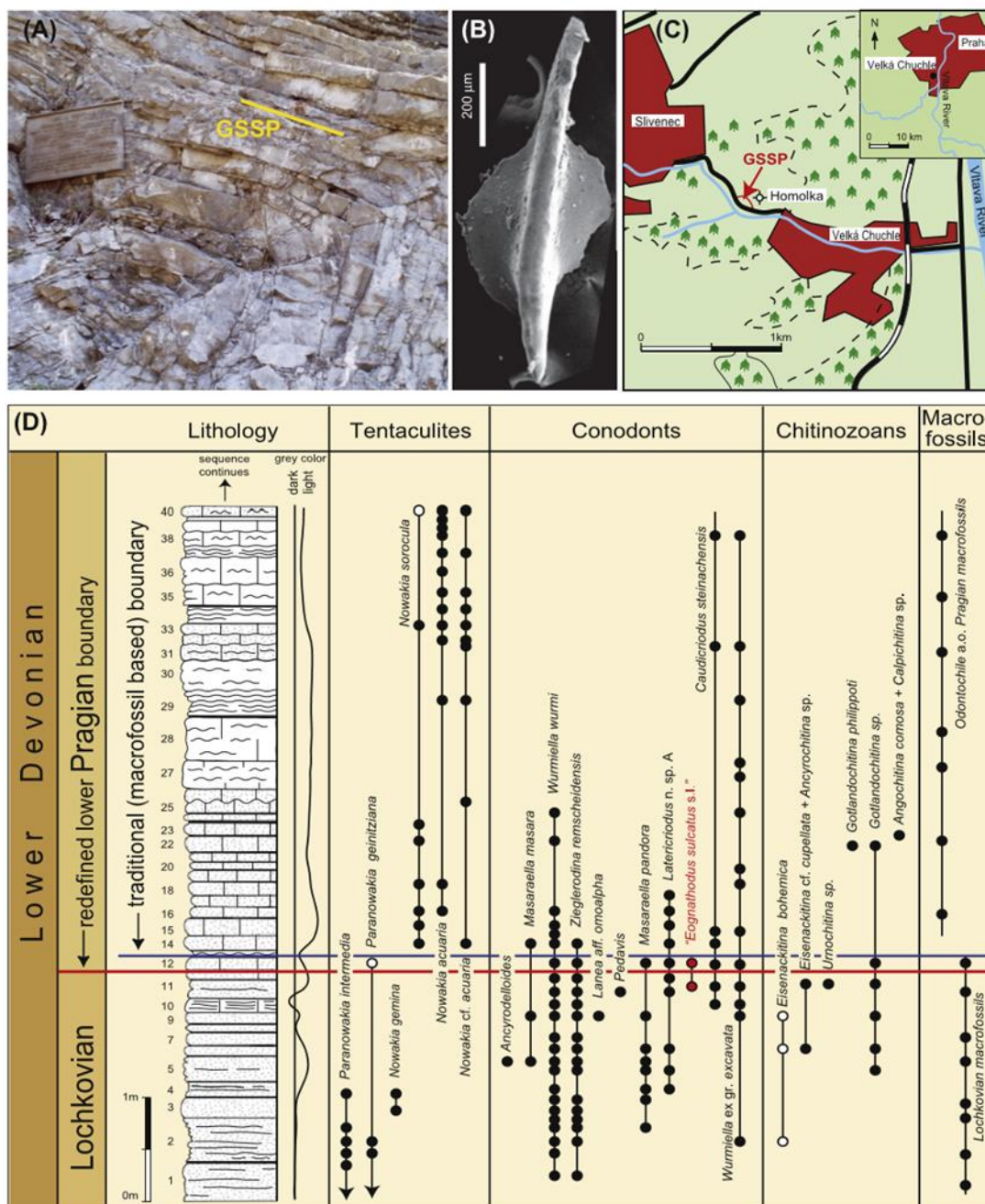


Figura. 3.4 – A - Detalhe da secção do nível do GSSP do Pragian (na base da camada 12. Ao lado encontra-se uma placa explicando o estratótipo (foto de L. Slavík.) B - Exemplar fóssil de conodonte usado como marcador índice: *Eognathodus sulcatus* recolhido na camada 12 do estratótipo (Slavík & Hladil 2004 in Gradstein *et al.* 2012). C - Mapa mostrando a localização do GSSP. D - Coluna litológica com os biomarcadores importantes em relação ao GSSP (Gradstein *et al.*, 2012).

Isto deve-se ao facto do limite de *E. kitabicus* se encontrar muito abaixo da base do Emsiano da Alemanha (Carls & Valenzuela-Ríos, 2007; Jansen, 2008; Carls *et al.*, 2008) e ser possível correlacionar com a metade inferior do Calcário de Praga, Boémia (Slavík *et al.*, 2007), o que fez com que a base do Emsiano fosse posicionada mais acima, originando um subandar conhecido

como “Pragian Superior”, enquanto que a base sobe para um nível próximo do surgimento de *P. excavatus* e, por consequência, surge um novo estratótipo em Zinzi’ban (Becker, 2009). Este novo nível encontra-se mais próximo da tradicional base do Emsiano, sendo baseado na correlação de braquiópodes e conodontes em Espanha (Gradstein *et al.*, 2012).

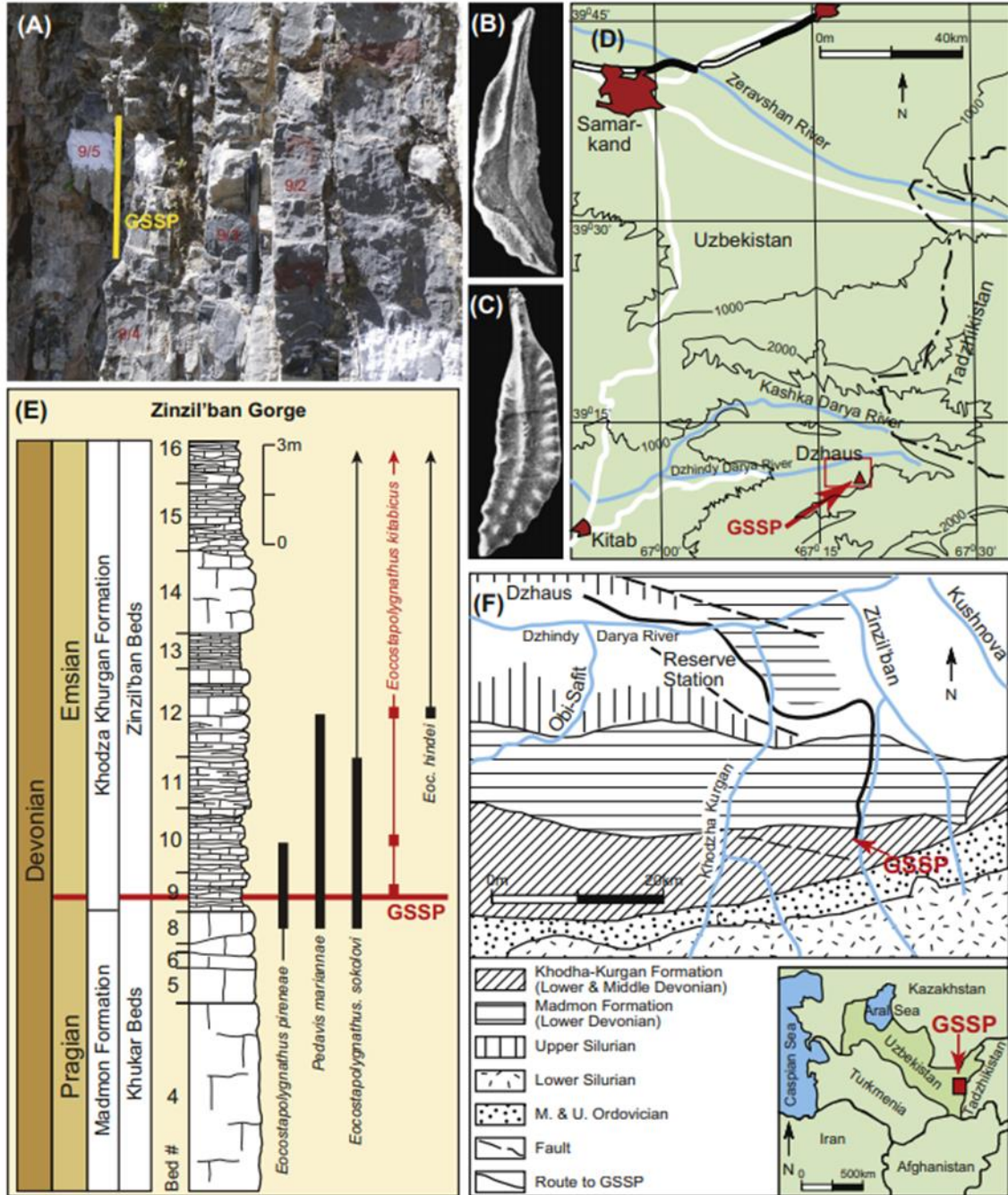


Figura 3.5 – A - Detalhe da secção do nível do GSSP do Emsiano na base da camada 9 - 5. B e C - Exemplar de conodonte fóssil usado como marcador índice: *Eocostapolygnathus kitabicus* (Yolkin *et al.*, 1994 in Gradstein *et al.*, 2012). D - Mapa mostrando a localização do GSSP. E- Coluna litológica com os biomarcadores importantes em relação ao GSSP. F - Posição geográfica do GSSP na Garganta de Zinzi'ban. (Segundo Gradstein *et al.*, 2012).

Neste andar verifica-se uma grande mudança na paleoecologia das zonas pelágicas, evidenciada pelo desaparecimento gradual dos graptólitos (e.g. Gradstein *et al.*, 2006; Gradstein *et al.*, 2012). Um pouco mais tarde amonóides climenídeos de concha enrolada, surgiram, evoluíram rapidamente e dominaram as fácies marinhas até ao Cretácico final, onde se extinguíram (Gradstein *et al.*, 2012).

3.1.2. Série Média

3.1.2.1. Eifeliano

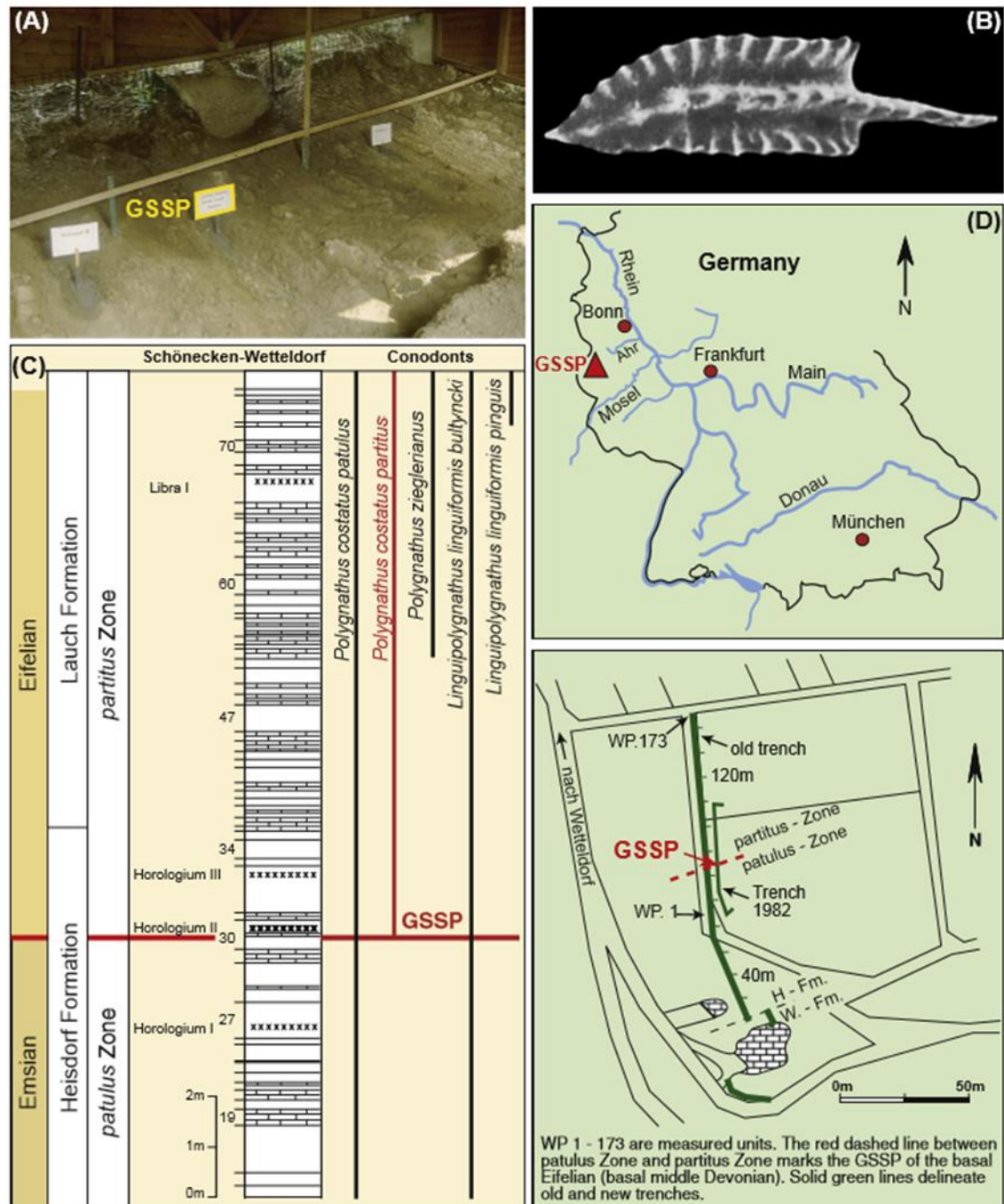


Figura 3.6 – A - Detalhe da secção contendo o GSSP do Eifeliano, dentro do Happel Hut (foto de K. Weddige). B - Espécime fóssil do conodonte marcador para este andar: *Polygnathus costatus partitus*. C -

Coluna litológica mostrando os conodontes usados como marcadores em relação ao GSSP. D - Localização do trecho (Ogg *et al.*, 2016).

O Eifeliano (Fig. 3.6) iniciou-se há 393.3 M.a. (Ogg *et al.*, 2016) e o seu GSSP encontra-se em Wetteldorf Richtschnitt, no Sinclinal de Prüm em Eifel, Alemanha (Ziegler & Werner, 1982; Ziegler, 2000). Encontra-se protegido por uma pequena edificação conhecida como Happel Hut, construída pela Sencknbergische Naturforschende Gesellschaft, em 1990 (Gradstein *et al.*, 2004; Gradstein *et al.*, 2012). A junção das zanações dos conodontes *Polygnathus costatus patulus* e *P. costatus partitus* constitui um marcador de correlação primário, presente subsequentemente do pico anóxico do Evento Choteč que ocorreu perto do final da zona de *C. c. partitus* (Gradstein *et al.*, 2012).

3.1.2.2. Givetiano

O Givetiano (Fig. 3.7) teve o seu início há 387.7 M.a. (Ogg *et al.*, 2016) e o seu GSSP está localizado em Jebel Mech Irdane, a sudeste de Rissani, Tafilalt, Marrocos (Gradstein *et al.*, 2012). O marcador de correlação primária para esta camada é a base da biozona do conodonte *Polygnathus hemiansatus*, correspondendo à antiga zona de *P. ensensis* (Gradstein *et al.*, 2006; Gradstein *et al.*, 2012). A biozona de *Bensaidites koeneni*, um amonóide, inicia-se ligeiramente abaixo desta camada e a biozona do esporo *Geminospora lemurata*, um pouco acima da mesma (Streel *et al.*, 2000). O nome deste andar teve a sua origem em calcários presentes em Givet e Assisse de Givet, em Ardennes (França), tendo sido definido de várias formas, com base em características neríticas ou através da correlação de faunas pelágicas. O estrato inferior deste andar está próximo da base dos Calcários de Givet e muito próximo do surgimento do braquiópode *Stringocephalus*, típico do Givetiano (Bultynck & Hollevoet, 1999). Os mesmos autores repuseram a repartição deste andar em três subdivisões. Segundo esta proposta a base do Givetiano médio é situada na base da zona de conodontes *P. rhenanusvarcus* e, segundo Becker (2007), é definido pela zona inferior do conodonte *Schmidtognathus hermanni*. Em 2006 a SDS aceitou a proposta de colocar a base do Givetiano Médio na base da zona do conodonte *P. rhenanusvarcus* (Gradstein *et al.*, 2012). O Evento Global Taghanic está registado na parte superior do Givetiano Médio (e.g. Aboussalam, 2003; Aboussalam & Becker, 2011; Marshall *et al.*, 2011). Na parte intermédia do Givetiano Médio ocorrem dois pequenos bio eventos: Pumilio inferior e superior (Lotmann, 1990).

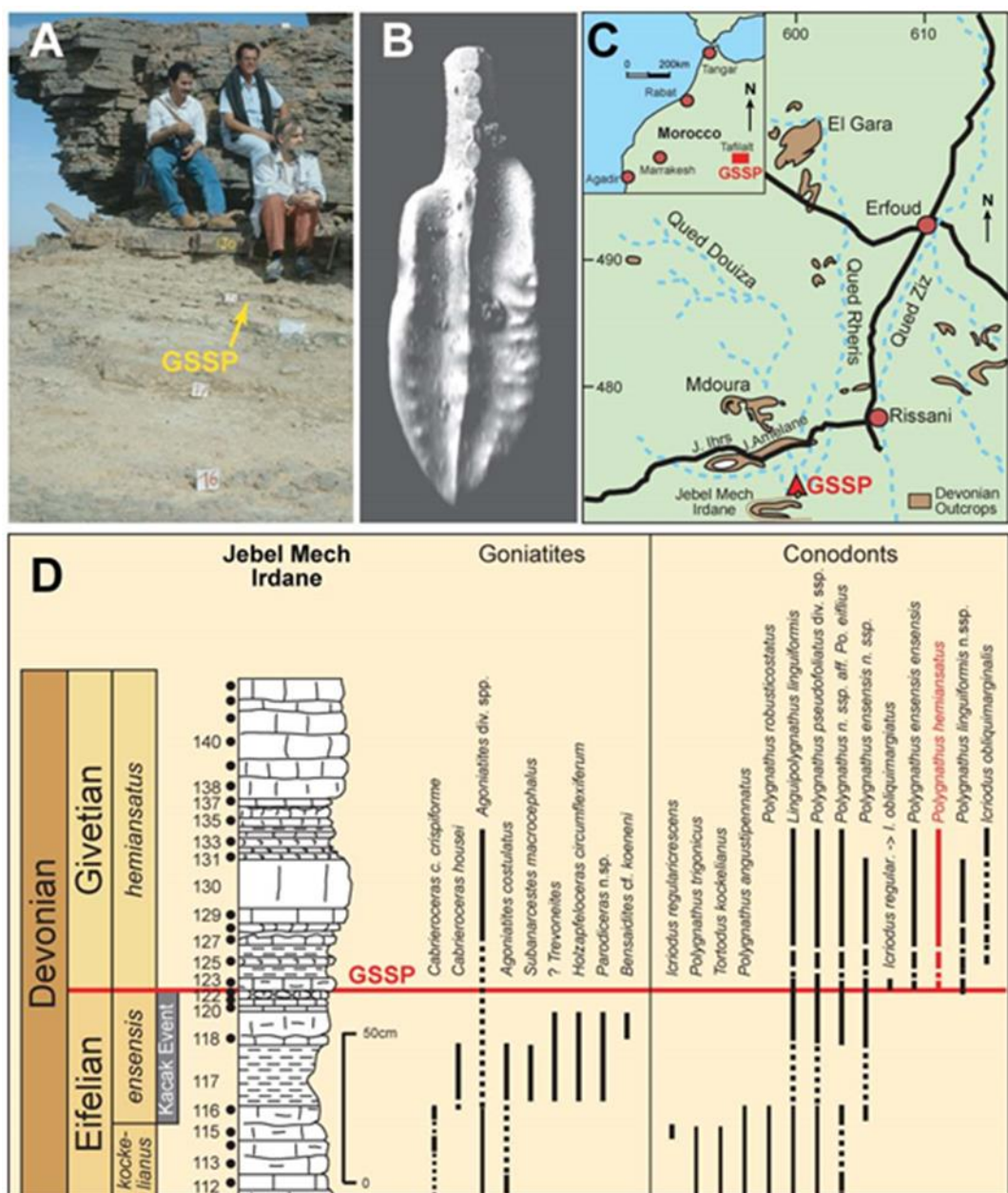


Figura 3.7 – A - Detalhe da secção do GSSP do Givetiano. B - Conodonte marcador: *Polygnathus hemiansatus* (Walliser, 2000 in Gradstein *et al.*, 2012). C - Posição geográfica de Jebel Mech Irdane a sudeste de Rissani, Tafilalt. D - Coluna litológica com marcadores biostratigráficos (goniatites e conodontes) Gradstein *et al.*, 2012).

3.1.3. Série Superior

3.1.3.1. Frasniano

O Frasniano (Fig. 3.8) teve início há 382.7 M.a. (Ogg *et al.* 2016) e o seu GSSP encontra-se em Montagne Noire (França) (e.g. House *et al.*, 2000). Como marcador para esta camada é usado o conodonte *Ancyrodella rotundiloba* que ocorre tanto em fácies de ambiente pelágico, como nerítico, e confere importantes vantagens para estudos estratigráficos nesta secção (Gradstein *et al.*, 2006).

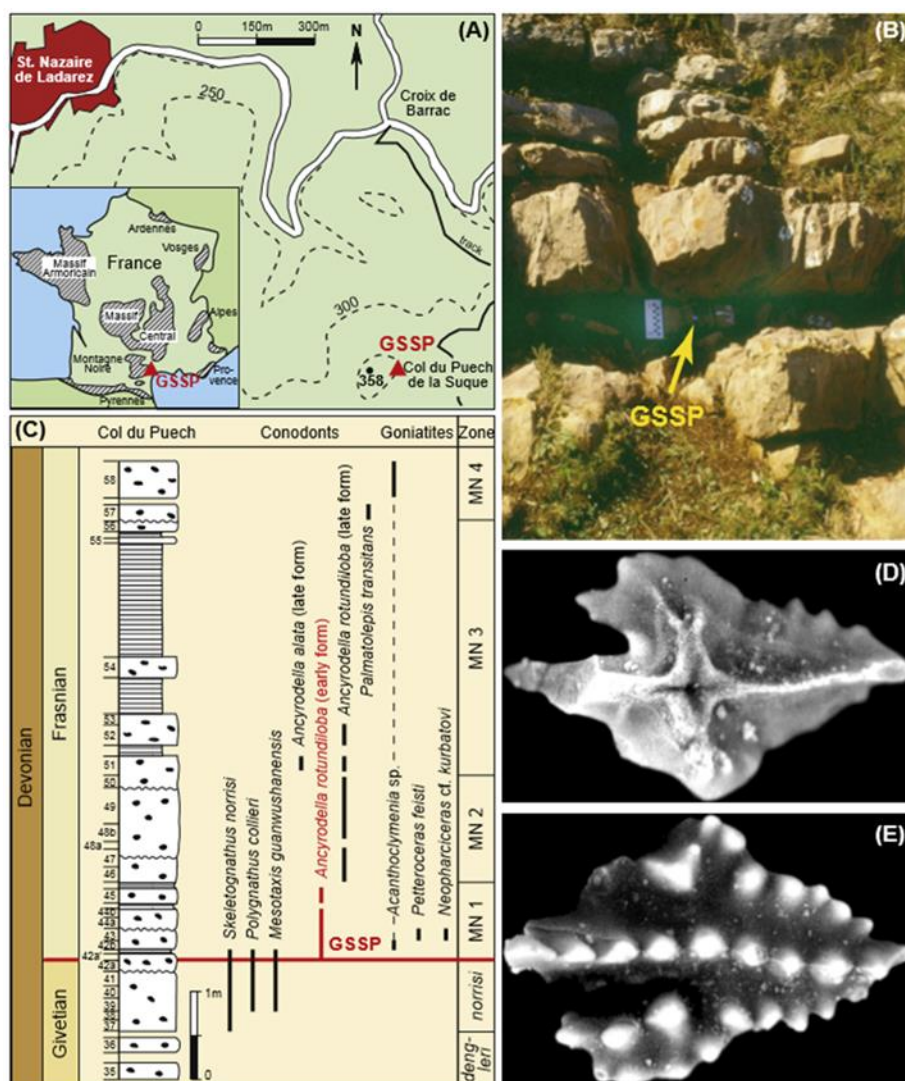


Figura 3.8 – A - Posição geográfica do GSSP do Frasniano (no carreamento de Mont Peyroux, sudeste de St. Nazaire de Ladarez. B - Detalhe da secção (foto de R. Feist). C - Coluna litológica com goniatites e conodontes marcadores (com taxonomia atualizada). D - e F - Espécime do conodonte indicador, *Ancyrodella rotundiloba* (foto de G. Klapper) (Ogg *et al.*, 2016).

Becker & House (1999) propuseram à SDS a divisão deste andar em três subandares. A base do Frasniano Médio está situada na camada MN5 ou na zonação do conodonte *Palmatolepis punctata*, coincidindo com o Evento Middlesex e o surgimento da goniatite *Sandbergeroceras* (Becker *et al.*, 1993). Ziegler & Sandberg (1997) sugeriram que a base do Frasniano superior coincida com a subida eustática relacionada com a transgressão semichatovae que permitiu que conodontes palmatolepideos se dispersassem na biozona 11 de MN, ao mesmo tempo que uma grande dispersão de goniatites foi registada.

3.1.3.2. Fameniano

O Fameniano (Fig. 3.9) iniciou-se há 372.2 M.a. (Ogg *et al.*, 2016) e o seu GSSP encontra-se na pedreira de Coumiac no sudeste de Montagne Noire, França (Klapper *et al.*, 1993; Klapper, 2007).

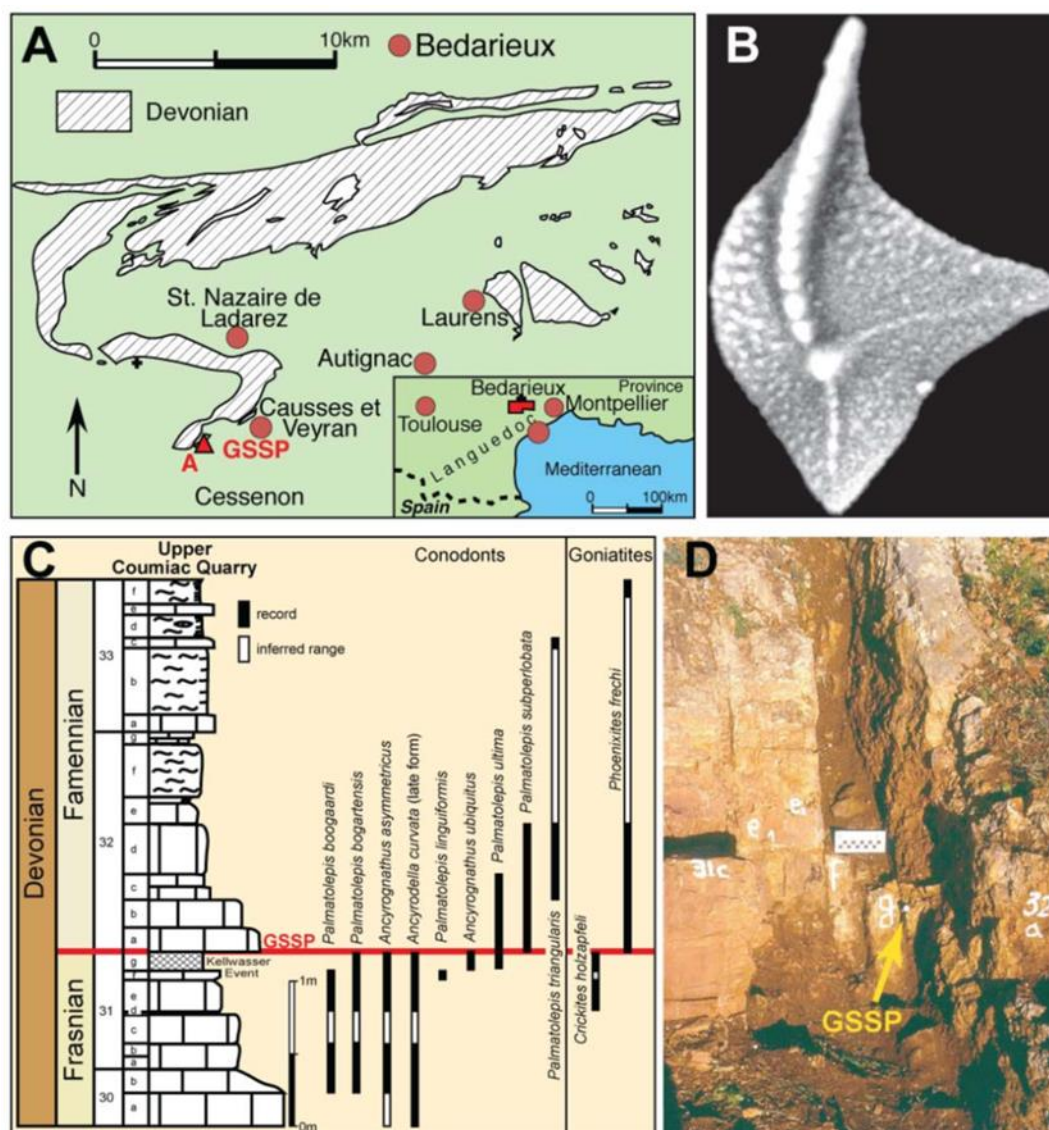


Figura 3.9. – A - Localização do GSSP do Fameniano a norte de Cessenon. B - Fóssil marcador: *Palmatolepis ultima* (foto de G. Klapper). C - Perfil estratigráfico sintético com goniatites e conodontes marcadores (baseado nos dados de Klapper *et al.*, 1993; Schülke, 1995; House *et al.*, 2000b; Girard *et al.*, 2005 in Gradstein *et al.*, 2012). D - Detalhe da secção do GSSP (Gradstein *et al.*, 2012).

A colocação deste andar em diferentes níveis, reflete, ainda que parcialmente, a presença de problemas no posicionamento relativo de diferentes grupos faunísticos. O estrato encontra-se na junção das zonas dos conodontes *Palmatolepis linguiformis* e *P. triangularis* inferior (Klapper, 2000). O GSSP do Fameniano não corresponde ao surgimento do táxon *P. triangularis*, mas sim ao desaparecimento dos palmatolepídeos do Frasniano (principalmente *P. bogartensis*), ancyrodellídeos, ancyrognathídeos e *P. subperlobata* em camadas onde há uma ocorrência súbita de *P. ultima* (Gradstein *et al.*, 2012). A extinção das goniatites *Manticoceras* e *Beloceras* (últimos

representantes das famílias Gephuroceratidae e Beloceratidae) ocorre nesta camada (Gradstein *et al.*, 2012).

A goniatite *Cheiloceras* torna-se mais comum e é o marcador para Fameniano inferior, indicando uma lenta recuperação do evento de extinção (Gradstein *et al.*, 2012). O intervalo anóxico dos Eventos de Kellwasser inferior e superior está também registado no GSSP deste andar (Gradstein *et al.*, 2006; Gradstein *et al.*, 2012).

Baseada na proposta de Streel *et al.* (1998), a SDS subdividiu este andar em quatro subandares, sendo ainda a posição relativa destes objeto de debate entre os especialistas. Os dois picos do Evento Condroz (Becker, 1993) encontrados nesta etapa, assinalam o final de uma relevante fase de alto nível eustático à escala global, conhecido como Evento Nehden no final do Fameniano inferior, seguindo-se, posteriormente, uma transgressão significativa na biozonação de *P. marginifera* inferior (Gradstein *et al.*, 2012). O Evento Enkeberg foi um intervalo de escala reduzida que perturbou essencialmente faunas pelágicas (House, 1985).

3.1.4. Limite Devónico/Carbonífero

O Fameniano e o Devónico como um todo tiveram o seu final há 358.9 M.a. e o GSSP para o limite Devónico/Carbonífero (Figura 3.10) está localizado em La Serre, próximo de Clermont L'Herault, Montagne Noire, França (Patroth *et al.*, 1991; Feist *et al.*, 2000). O conodonte *Siphonodella sulcata* é o marcador base para este limite (Gradstein *et al.*, 2012). De acordo com Higgs *et al.* (1993) este limite está muito bem definido com recurso ao esporo *Retispora lepidophyta* que desaparece do registo estratigráfico imediatamente antes da primeira ocorrência de *S. sulcata* na secção auxiliar de Hasselbachal., na Alemanha. Abaixo deste limite encontra-se registado o Evento Hangenberg, responsável pela extinção de vários grupos de amonóides, de trilobites e de corais entre outros grupos de invertebrados e causado por alterações paleoambientais devido á ocorrência uma glaciação de curta duração, mas bastante significativa (Gradstein *et al.*, 2012). Wicander *et al.* (2011) afirma ainda que esta glaciação foi acompanhada por uma grande regressão marinha (Regressão de Hangenberg), a qual se seguiu a grande extinção. A existência de esporos no intervalo do evento é anómala, sendo resultado de uma possível reelaboração tafonómica (Filipiak & Racki, 2010). Depois disto a transgressão pós-glacial no Fameniano e o pico isotópico na zona de *Protognathodus kockeli* testemunharam a propagação de novas associações faunísticas tais como, corais, braquiópodes, amonóides, trilobites, ostrácodos e conodontes do Carbonífero (Korn *et al.*, 1994; Cramer *et al.*, 2008).

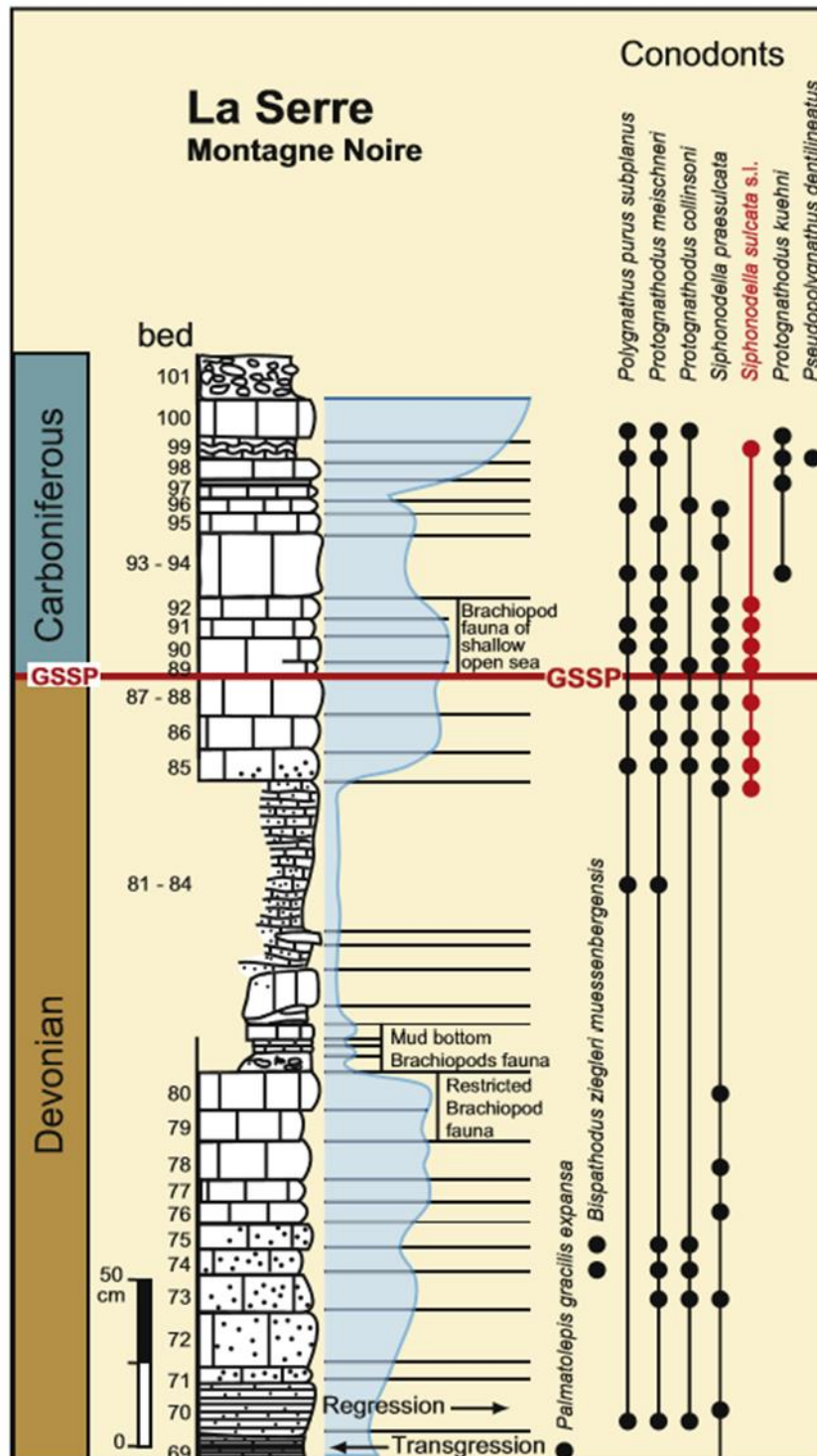


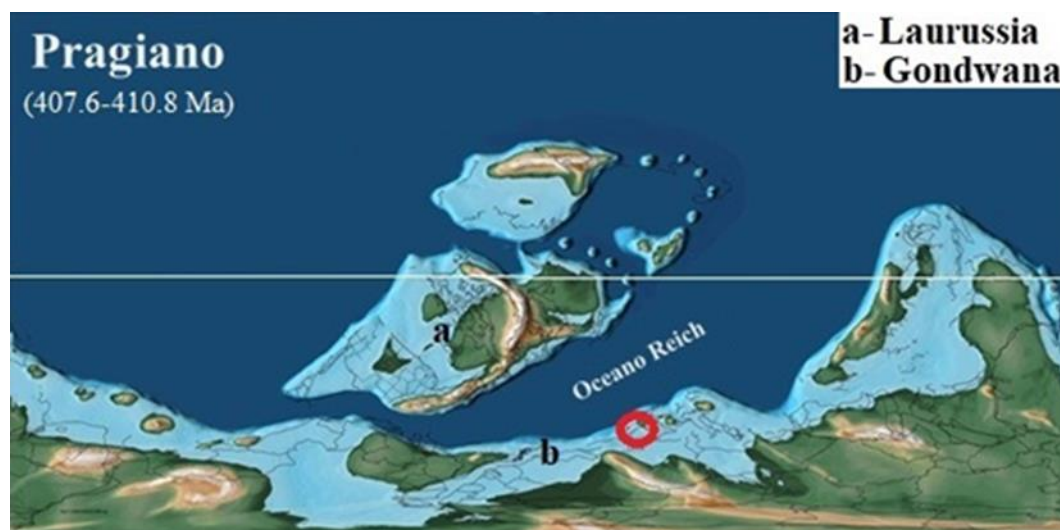
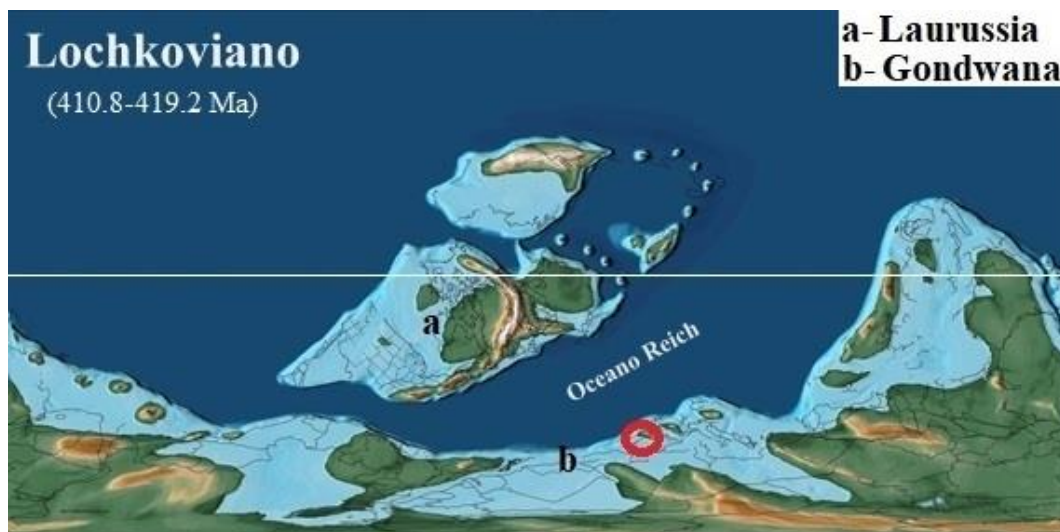
Figura 3.10 – Coluna estratigráfica sintética do limite Devónico-Carbonífero em La Serre, trecho E no estratótipo em Montagne Noire, França (Gradstein *et al.*, 2012).

3.2. Evolução geodinâmica

No Devónico existiam dois continentes: a sul, o Gondwana e a norte, a Laurussia (Nance *et al.*, 2010; Golonka & Gaweda, 2012) (Fig. 3.11). De acordo com estes últimos autores, o Gondwana incluía a América do Sul, África, Madagáscar, Índia, Antártica e a Austrália, bem como pequenos

fragmentos continentais (formando as margens do mesmo) com posição incerta. Seguindo a mesma bibliografia, os terrenos conhecidos como Yucatan, Florida, Europa Central (Cadomiana), terrenos entre a Armórica e o Maciço da Boémia, Moesia, Ibéria, Apuila, terrenos do sul da Europa, terrenos da Ásia Central (Karakum e outros), China (vários blocos separados) e os terrenos Cimmerianos da Turquia, Tibete e Sudeste da Ásia correspondem a terrenos adjacentes ao Gondwana. Já para o Laurussia, inclui a Avalónia, América do Norte, Gronelândia, a Península de Chukotka, Svalbard e uma grande parte do Mar de Barents (Barentsia), North Slope (Alasca), noroeste da Irlanda e Escócia (Golonka, 2000; Golonka, 2002; Ford & Golonka, 2003; Golonka *et al.*, 2003). Entre estes encontrava-se o Oceano Rheic que mantinha as duas massas continentais separadas (Nance *et al.*, 2010).

Durante o Devónico, o Gondwana deslocou-se para norte, acompanhado por uma rotação sinistrógiara, enquanto o Laurussia rodou em sentido contrário, a uma velocidade maior (Golonka & Gaweda, 2012). No Devónico Superior deu-se o fecho do Oceano Rheic, o que levou a convergência dos continentes acima referidos e que viria a originar o supercontinente Pangeia (Blakey, 2007), constituindo a orogenia Varisca (Torsvik & Cocks, 2016).





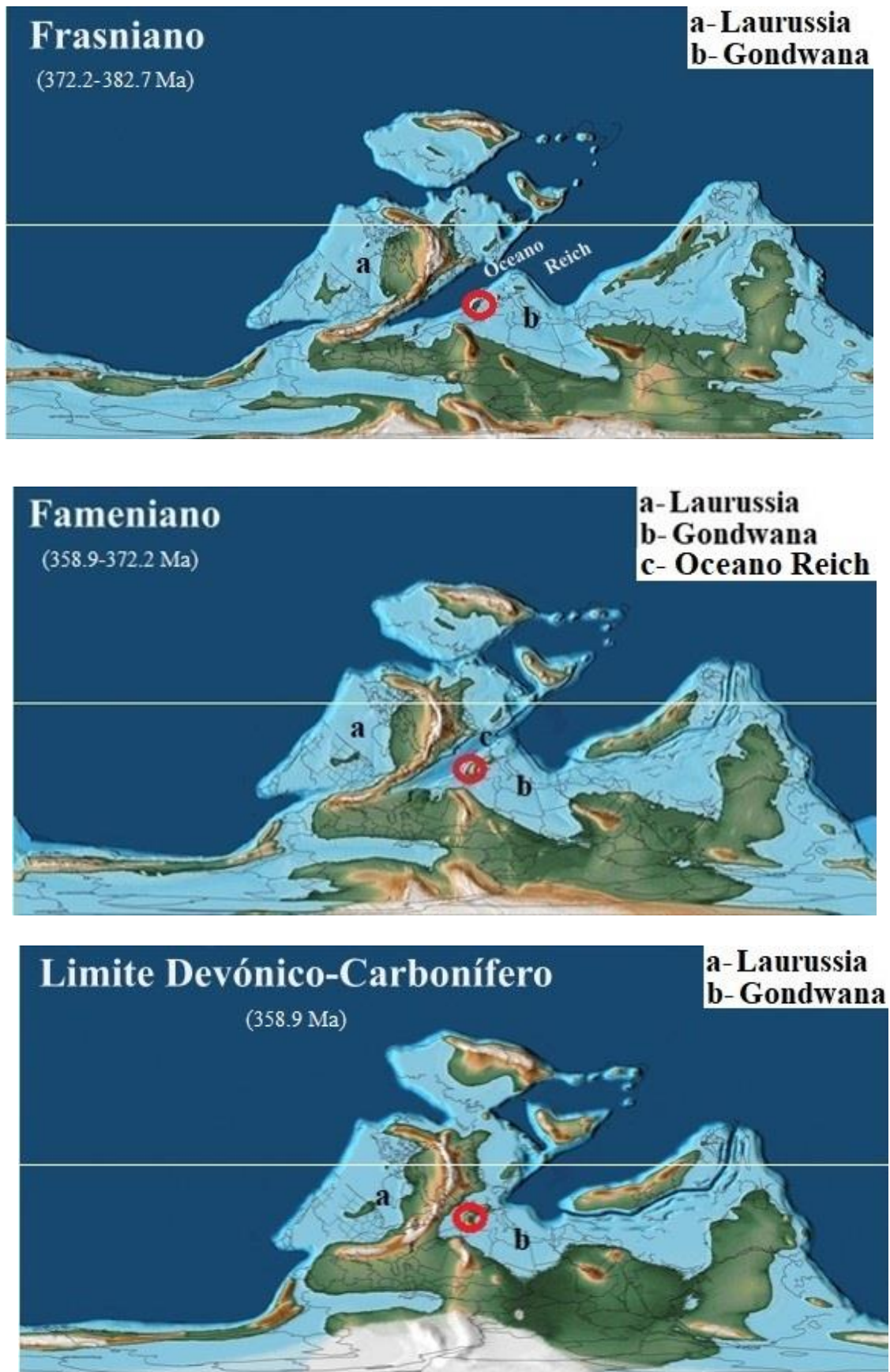


Fig. 3.11. – Evolução geotectónica no Devónico. Círculo vermelho - Localização da CZI no contexto dos mapas. (adaptado de Scotese, 2016).

3.3. Evolução e diversidade biológica

O Devónico foi um importante Período na história da vida na Terra e foi palco de grandes mudanças nos organismos terrestres e marinhos (Algeo & Scheckler, 1998). Este fenómeno deveu-se, possivelmente, à diversificação das plantas (Fig. 3.12) que, por sua vez, influenciou o paleoclima e os ecossistemas do Devónico (Pawlik *et al.*, 2020). Foi durante este Período que a proliferação das plantas vasculares se deu (Levin, 2013), estando presentes, já no final deste Período, todos os grupos de plantas, com exceção das angiospérmicas (Cleal & Thomas, 2009). As plantas apresentavam, na sua maioria, um porte herbáceo com tecidos vasculares simples, geralmente sem folhas e com eixos bifurcados, alguns dos quais funcionavam como hastes verticais e outros como sistemas de enraizamento baseados em rizóides (as evidências mais antigas para este sistema ocorrem na famosa Lagerstätten Rhynie Chert no Old Red Sandstone, na Escócia (Kenrick *et al.*, 2012; Kerinck & Strullu-Derrien, 2014). No Devónico Médio surgiram as primeiras árvores (e, por consequência, as primeiras florestas) que tiveram um grande impacto na paisagem devónica (Cleal & Thomas, 2009). Neste intervalo ocorreu ainda a diversificação de animais terrestres, sendo que, no Devónico Inferior são conhecidas faunas de invertebrados terrestres, magnificamente preservadas, em vários locais da América do Norte, Alemanha e no Reino Unido, as quais são compostas por miriápodes, trigonotarbídeos, pseudoescorpiões, ácaros (orbatídeos e endeostigmatídeos), arthropleurídeos (extintos), insetos primitivos sem asas (archaeognathanos) e outros (Kenrick & Crane, 1997). Em grande parte do Silúrico Superior e Devónico Inferior estes animais aparecem associados a ambientes pantanosos de água doce, fornecendo evidências para os mais antigos habitats de zonas húmidas (Greb & DiMichele, 2006). É no Pragiano que se encontra o mais antigo inseto conhecido (*Rhyniognatha*), proveniente do Rhynie Chert (Engel & Grimaldi, 2004). Assim começou no Devónico o início de uma linhagem de animais que se tornaria na mais diversificada de organismos vivos, em termos de espécies e ecologia (Engel & Grimaldi, 2004).

Os artrópodes terrestres deste Período seriam essencialmente predadores e detritívoros e até ao surgimento de herbívoros no final do Paleozoico, sendo que as cadeias tróficas eram provavelmente suportadas através de decompositores, em vez do consumo de matéria vegetal de forma direta (Behrensmeyer *et al.*, 1992). Segundo os mesmos autores, a herbívoros é conhecida sobretudo em insetos a partir do Carbonífero inferior, no entanto poderá ter existido já no Devónico. Nos ecossistemas terrestres do Devónico estavam também presentes fungos que atuavam como principais decompositores de matéria orgânica, sobre os quais organismos terrestres poder-se-iam alimentar (Kenrick *et al.*, 2012). Os mesmos autores acrescentam, ainda, que no Rhynie Chert foram encontradas as mais antigas evidências da existência de fungos micorrízicos e da simbiose fungo-algas (líquenes). Neste ambiente encontravam-se também organismos de grande porte, denominados *Prototaxites* (e outros semelhantes), que atingiam até

8-10 m de altura e que podiam representar simbioses de algas e fungos gigantes. Estes organismos de afinidades obscuras desapareceram no Devónico Médio, quando surgiram as primeiras árvores (Selosse, 2002; Selosse *et al.*, 2015; Honegger *et al.*, 2017).



Fig. 3.12 – Paisagem terrestre no Devónico. Arte de Eduard Riou (1838-1900).

No Devónico marinho (Fig. 3.13) surgiram as primeiras esponjas do mar (Porífera) representadas por formas siliciosas. A associação entre algas, esponjas e corais, iniciada no Ordovícico, continuou gerando recifes formados por corais rugosos e tabulados que cresciam em mares de águas quentes e pouco profundas (<http://palaeos.com>). De facto, o pico máximo do sucesso dos recifes de coral ocorreu, no Devónico, mais especificamente no Emsiano-Givetiano, onde ultrapassou os 200 géneros, e os estromatoporóides calcificados atingiram mais de 60 géneros, especialmente na província faunística do "Velho Mundo" (Euramerica, Cathaysia, norte da Austrália) (Copper, 2011).



Fig. 3.13 – Diorama representado a vida marinha durante o Devónico. Diorama pertencente à exposição do Museu de Historia Natural da Universidade de Michigan, nos Estados Unidos da América.

Os moluscos, os bivalves e gasterópodes mantiveram-se mais ou menos inalterados desde o Silúrico (<http://palaeos.com>), observando-se no entanto o surgimento dos amonóides (cefalópodes de concha enrolada) no Emsiano, dando início a um novo processo evolutivo na história deste Filo (Rafferty, 2010).

As trilobites entraram em declínio neste Período; no entanto, no Pragiano, registou-se um aumento na sua diversidade, sendo que no Eifeliano, ocorreram mudanças nas faunas destes organismos, representadas por algumas extinções e compensadas por inovações evolutivas. O rápido declínio das trilobites foi causado pelo evento transgressivo Kacák, originando extinções sem compensações inovadoras. Esta tendência continuou pelo Givetiano e foi acelerada pela crise de Kellwasser, próximo do limite Frasniano/ Fameniano (Chlupác, 1994).

Em ambiente marinho, o Devónico ficou também marcado por ter sido palco do apogeu dos braquiópodes, que coincide com o pico de diversidade das ordens Rhynchonellida e Spiriferida, sendo impulsionado ainda mais pelos picos dos Chonetidina e Stringocephalaceos embora não represente a mais ampla diversificação das suas respetivas ordens (Williams & Hurst, 1977). Nos braquiópodes surgiram ainda as ordens Strophomenida e Terebratulida e registou-se o declínio dos grupos Pentamerida e Atrypida (Rafferty, 2010). Nos mares do Devónico abundavam ainda muitos outros invertebrados, como briozoários, crinóides, eurypterídeos e filocarídeos.

Este Período foi muito importante na evolução e diversificação dos vertebrados, sendo que os peixes com mandíbulas (gnatostomata) se tornaram dominantes, com especial destaque para os Placodermes (Blicek, 2017). Segundo a mesma bibliografia, um pico na biodiversidade, ocorrido no Lochkoviano, encontra-se registado na região de Old Red Sandstone e na Sibéria para peixes agnatos (sem mandíbulas), ostracodermos em geral e pteraspídomorfos e heterostracanos em particular. Outro pico de menor escala ocorre no Pragiano. Os peixes do grupo Acanthodii (Gnatostomata) tornaram-se comuns durante o Devónico, extinguindo-se no Pérmico (Levin, 2013). Como já referido acima, os Placodermes (Placodermi) dominaram os ambientes marinhos devónicos para desaparecerem no final desse mesmo Sistema (Benton, 2005). O seu nicho ecológico foi ocupado por tubarões (Chondrichthyes) e peixes ósseos (Osteichthyes), que existiam já nestes tempos (Levin, 2013). As barbatanas raiadas dos Actinopterygii (um dos dois grupos em que se divide os Osteichthyes) evoluíram nesta altura [iniciando a sua diversificação no Devónico Médio (Benton, 2005)], nos ambientes de água doce, e expandiram-se de forma rápida para os ecossistemas marinhos, tornando-se eventualmente no grupo de peixes dominante nos diversos habitats aquáticos (Levin, 2013).

Os Sarcopterygii [peixes com barbatanas lobadas pertencentes aos Osteichthyes (Levin, 2013)] foram mais diversificados que os Actinopterygi no Devónico, embora a sua diversidade tenha diminuído (Benton, 2005). Seguindo os mesmos autores, dentro deste grupo, os peixes

pulmonados (Dipnoi) eram os mais diversificados no Devónico no entanto, essa variedade foi diminuindo até a atualidade, permanecendo apenas três géneros. Dos peixes tetrapodomorfos (grupo pertencente aos Sarcopterygii) surgiram os tetrápodes, cujos restos esqueléticos surgem a partir do Frasniano (George & Blicek, 2011). Possíveis icnofósseis são atribuídos ao Eifeliano (Niedźwiedzki *et al.*, 2010; Narkiewicz & Marek, 2014) embora Lucas (2015) argumente que estas pegadas são na verdade pertencentes ao icnogénero *Piscichnus* que corresponde a ninhos de peixes / traços de alimentação. Qvarnström *et al.* (2018) propõem que estes icnofósseis são de facto pegadas de tetrápodes com base em dados paleoambientais. Outro conjunto de icnofósseis atribuídos a tetrápodes é conhecido do Givetiano (limite máximo para a idade destes icnofósseis) da ilha de Valentia (Irlanda) (Lucas, 2015). Como já foi referido acima, os mais antigos somatofósseis são datados do Frasniano e correspondem aos géneros *Elginerpeton* e *Obruchevichthys* (Clack, 2012) embora alguns investigadores como Laurin (2010), por exemplo, ponham em questão a verdadeira natureza destes dois géneros. Os tetrápodes do andar acima referido extinguiram-se no final desse mesmo andar, o que causou um hiato na primeira metade do Fameniano (McGhee, 2013). Na segunda metade do último andar do Devónico surgem os fósseis de *Acanthostega* e *Ichthyostega*, correspondendo aos mais antigos géneros de tetrápodes conhecidos quase completos (Callier *et al.*, 2009; Clack, 2012). O surgimento dos tetrápodes marca o início da invasão dos habitats terrestres por parte de vertebrados, sendo um dos mais importantes episódios da história da vida na Terra.

3.4. Principais extinções

O Devónico ficou marcado por diversos eventos transgressivos anóxicos causados por variações eustáticas significativas no nível médio das águas dos oceanos, estando cada uma delas associadas a episódios de extinção com níveis variáveis de severidade (Bond & Grasby, 2017). Destes, são de referir os Eventos Zlichov e Daleje (Emsiano), o Evento Choteč (Limite Emsiano - Eifeliano), o Evento Kačák (Eifeliano) e o Evento Taghanic (Givetiano), estando muitos deles representados por leitos de xistos negros em sequências de calcários na Europa Central (Bond & Grasby, 2017). Os dois primeiros eventos referidos encontram-se associados à extinção de cerca de 75% das goniatites (amonoidea) (Walliser, 1996). O Evento Zlichov Inferior ficou marcado pela extinção dos graptólitos (Rafferty, 2010) com a exceção dos Dendroidea (extinguindo-se no Mississippiano, Carbonífero inferior) (Maletz, 2014) que segundo Mitchell *et al.* (2013) poderão ainda existir nos dias de hoje (estes autores sugerem que o membro dos Pterobranchia, *Rhabdopleura* possa na realidade ser um graptólito). O Evento Kačák foi responsável por uma redução considerável nos números de goniatites, conodontes e tentaculites (House, 1996; DeSantis & Brett, 2011) e afetou também as trilobites (Chlupác, 1994). O Evento Taghanic foi

outro golpe para as goniatites, assim como para diversos taxa pelágicos e bentónicos e, por fim, promovendo extinções de braquiópodes (Ebert, 1993; Walliser, 1996).

A parte superior deste Sistema ficou marcada por uma das cinco grandes extinções em massa na história da Terra. Esta extinção está representada por dois grandes eventos anóxicos: o Evento Kellwasser (e.g. McGhee, 1996; McGhee, 2012; Grzegorz, 2005; Bond & Grasby, 2017) e o Evento Hangenberg (Bond & Grasby, 2017; Marshall *et al.*, 2020). No primeiro existiram cinco pulsos de extinção distribuídos por intervalos de 1.0 - 1.5 M.a., tendo o mais antigo ocorrido no Frasniano superior e o mais recente no Fameniano inferior (McGhee, 2012). McGhee (2012) acrescenta que há cerca de 374.5 M.a. (Fameniano inferior) ocorreu o Evento Homoctenida. Este episódio ficou assim conhecido pois marcou o desaparecimento dos últimos membros dos Homoctenida pertencentes aos Tentaculitoidea (Bond, 2006). O Evento Kellwasser foi responsável por levar à extinção dos grupos Beloceratida e Manticoceratida (goniatites), de numerosos taxa de conodontes, a maioria dos corais coloniais, vários grupos de trilobites e dos braquiópodes atrypídeos e pentamerídeos (Rafferty, 2010).

No limite Devónico-Carbonífero (ou próximo deste) ocorreu o Evento Hangenberg (Kaiser *et al.*, 2015; Marshall *et al.*, 2020), o qual está marcado pela presença de camadas de xistos negros com depósitos de arenito sobrejacente (Brezinski *et al.*, 2009). Este evento foi responsável pela extinção das trilobites Phacopina, diversos grupos de goniatites assim como os Clymenia e outros cefalópodes de concha enrolada (Rafferty, 2010). Os tetrápodes sofreram também com estes eventos de extinções; como já foi referido no ponto anterior, os taxa *Elginerpeton* e *Obruchevichthys* desapareceram no final do Frasniano, originando um hiato no Fameniano inferior (McGhee, 2013). Um outro hiato, duas vezes maior, ficou ainda registado no final do Fameniano superior, causado pelo desaparecimento dos géneros *Acanthostega* e *Ichthyostega* (entre outros organismos aparentados) (McGhee, 2013). Quando os tetrápodes voltaram a surgir no registo fóssil, já depois do Devónico, os taxa, na sua forma adulta apresentam-se já completamente adaptados á vida terrestre (Marshall, 2013).

4. Histórico de estudos e acervos paleontológicos do Devónico em Portugal

4.1. Contexto histórico dos estudos do Devónico em Portugal

O Devónico em Portugal foi descrito, pela primeira vez, por Nery Delgado (1835-1908) (Fig. 4.1) e, através do seu estudo, surgiram as primeiras listas com fósseis deste Sistema. Estes exemplares recolhidos em Portalegre foram atribuídos ao Devónico Inferior. O mesmo autor referiu superficialmente este Sistema na sua publicação de 1875, conferindo-lhe, porém, pouca importância. Em 1908, no “Sistema Silúrico de Portugal” Delgado referiu, por sua vez, o Devónico de Portalegre e de Rates, onde apresentou algumas espécies fósseis destas localidades. Uma última obra póstuma deste importante pioneiro da geologia portuguesa foi descoberta e publicada em 1910, centrando-se nos “Xistos de Nereites”, hoje em dia considerados em parte do Devónico.



Figura 4.1 – Joaquim Filipe Nery da Encarnação Delgado (1835-1908) [In Carneiro, (2014)].

Desde Nery Delgado (1908), vários outros autores têm-se dedicado ao estudo do Sistema Devónico português, os quais passamos a citar: Priem (1911) estudou a ictiofauna presente em S. Félix de Laúndos, considerada nos dias de hoje como sendo devónica, assim como a fauna de invertebrados na mesma região (Fig. 4.2). Pruvost (1914) realizou trabalhos de grande importância sobre as faunas do Devónico Português. Segundo Carrington da Costa (1931), depois

de Paul Choffat ter enviado exemplares fósseis a Pruvost, este último reconheceu a importância das amostras para a determinação da idade daquelas unidades.

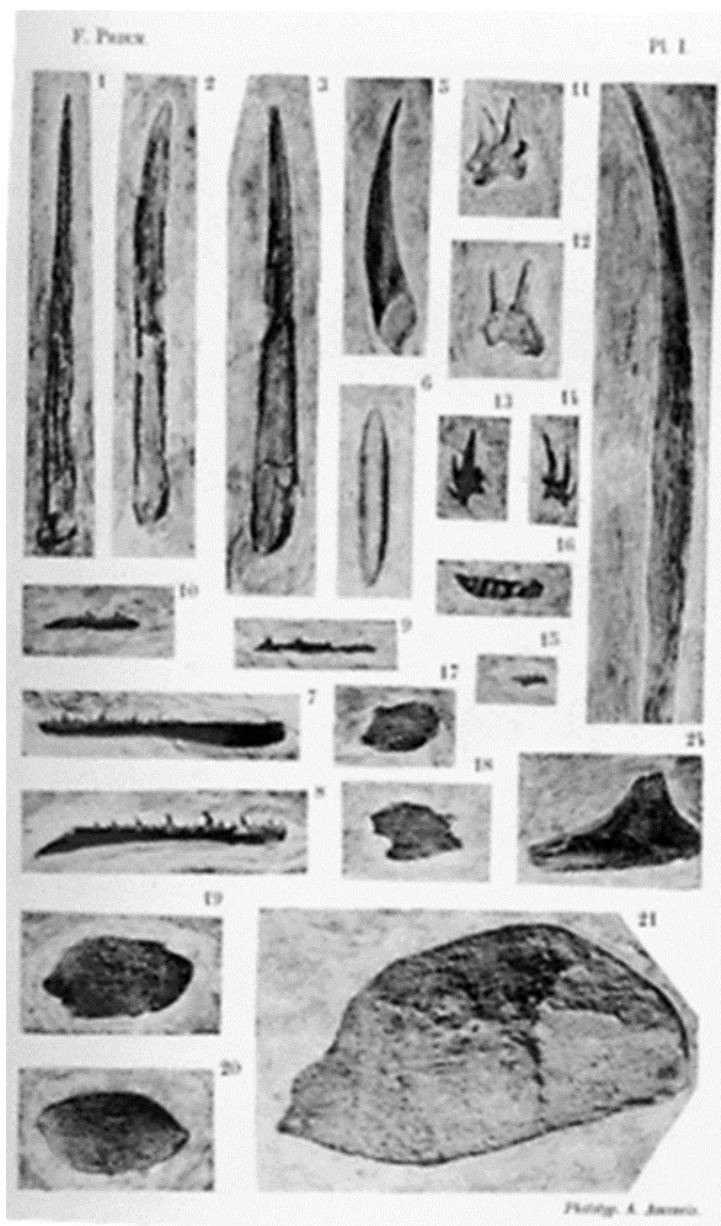


Figura 4.2 – Estampa do trabalho clássico de Priem (1911), em que se figuram alguns dos restos de vertebrados do Devónico de Laúndos.

Por sua vez, Carrington da Costa (1931) procedeu a uma síntese crítica e histórica deste Sistema, juntamente com as restantes sucessões estratigráficas componentes do Paleozoico nacional (Fig. 4.3). Também Andrade (1945), descreveu briozoários fenestelídeos e acantoclacídeos do Devónico de Laúndos, próximo de Valongo. Já em 1929, Torres tinha recolhido fósseis em Rates (próximo de S. Félix de Laúndos), datando-os do Pragiano/Emsiano.

Mais tarde, Mellado & Thadeu (1947) efetuaram a revisão das trilobites do Devónico Inferior de Portugal, com recurso a coleções dos museus das universidades do Porto e de Lisboa, entre outras

instituições. Boogaard (1963) estudou a fauna de conodontes do Devónico Superior e Carbonífero Inferior do sul de Portugal. Uma síntese do Devónico de Portugal foi ainda publicada por Teixeira & Thadeu (1967).

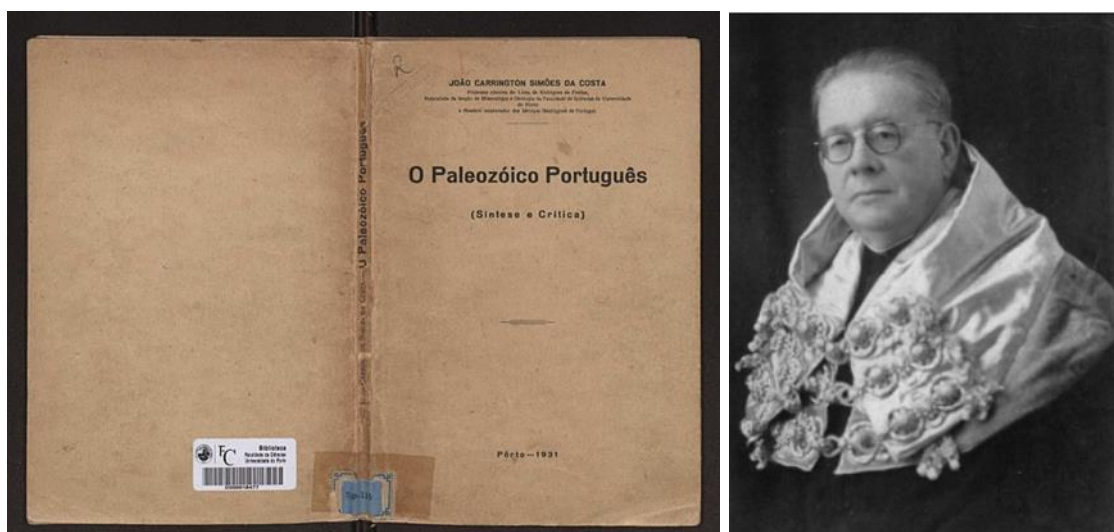


Figura 4.3 – Capa e contracapa da clássica tese de Carrington da Costa (1891-1982) [imagem à esquerda, segundo Soares (2009)] com a sua síntese crítica do Paleozoico de Portugal (Digitalização do livro presente no Fundo Antigo da biblioteca da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto).

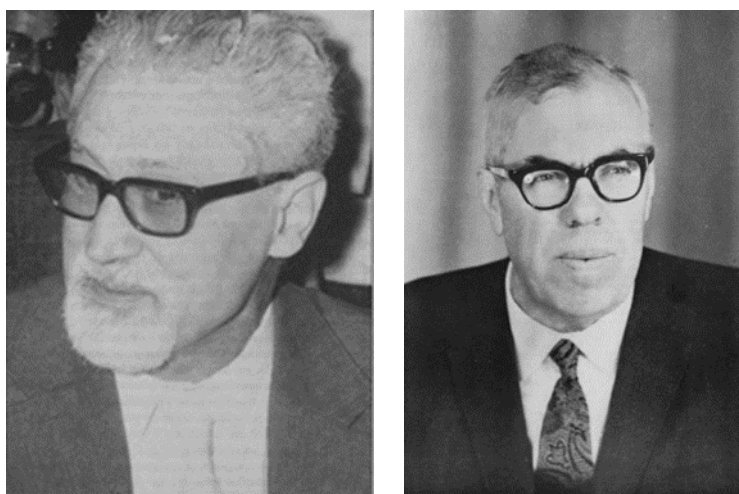


Figura 4.4 – Décio Thadeu (1919-1995), à esquerda, segundo Aires-Barros (1997) e Carlos Teixeira (1910-1982), à direita, segundo Rocha (2009).

A caracterização do Devónico Médio foi feita por Perdigão (1967), em Portalegre, com base em estudos de braquiópodes pertencentes às coleções dos Serviços Geológicos de Portugal. No mesmo ano surgiu uma publicação de Boogaard sobre a geologia de Pomarão, onde existem afloramentos devónicos. Perdigão (1972-73a) estudou, também, a estratigrafia e o conteúdo paleontológico de afloramentos do Devónico de Barrancos, auxiliado por Pedro Carreira e Júlio Barroso na colheita de fósseis. Segundo o mesmo autor, Teixeira (1951) analisou a paleoflora

presente nas rochas daquela região. Ainda em 1972, Boogaard publicou um trabalho onde descreveu as associações do Devónico Médio, nas proximidades de Montemor-o-Novo, correspondente à primeira parte de uma série de contribuições dedicadas aos conodontes de Portugal e do sudoeste Espanhol.

Já em 1973, Teixeira & Pais estudaram alguns fósseis vegetais provenientes de Bragança e de Alcañices (Zamora, Espanha) e concluíram que, apesar da descrição dos espécimes ser incerta, bastava que se tratasse de plantas vasculares, para que os estratos onde se encontravam incluídos tivessem uma idade que, no mínimo, seria devónica, pois as plantas vasculares só são conhecidas a partir deste Período. Apesar da determinação dos fósseis ser incerta, estes parecem pertencer a grupos vegetais com idade devónica superior a carbonífera inferior (Teixeira & Pais, op. cit.). A possível idade devónica sugerida por Teixeira & Pais (op. cit.) viria a ser confirmada, anos mais tarde, por Pereira *et al.* (1999a), mediante estudos palinológicos que a circunscreveram ao Devónico Superior.

Perdigão (1973-1974b) estudou as faunas do Devónico de Portalegre e enfatizou a importância desta mancha de afloramentos. O mesmo autor (1977; 1979) também estudou o Devónico de Laúndos e Dornes sob o ponto de vista estratigráfico e paleontológico.

Ainda em 1974, Ribeiro apresentou amplo estudo monográfico sobre os terrenos de Trás-os-Montes oriental, onde se incluem litologias devónicas. Seguiu-se Fantinet *et al.* (1976), que estudou algumas faunas do Fameniano de Mértola. Já nos anos 80 do século passado, a tese de doutoramento de Cooper (1980) abordou as sucessões estratigráficas marinhas do Ordovícico ao Devónico, aflorantes a norte de Dornes.

Entre 1979 e 1981 foram publicadas as primeiras sínteses estratigráficas de conjunto sobre Geologia de Portugal (Ribeiro *et al.*, 1979; Teixeira & Gonçalves, 1980; Teixeira, 1981), nas quais o Paleozoico do Maciço Ibérico é abordado em termos das suas unidades constituintes, registo fóssil, tectónica e evolução paleogeográfica, sendo o Devónico também abordado à luz dos conhecimentos da época.

Na sexta parte da sua obra, Boogaard & Schermerhorn (1981) documentam as faunas de conodontes do Fameniano inferior em Monte do Forno da Cal. Ainda em 1981, Freire descreveu resumidamente o Devónico de São Pedro da Cova. Mais tarde, Ribeiro (1983a) estudou relações entre formações devónicas superiores e o Maciço de Évora, em Vendas Novas (Cabrela). Ainda no mesmo ano, Boogaard publica a sétima parte da sua obra, que contempla a fauna de conodontes do Frasniano de afloramentos próximos da estação de Cabrela (na linha ferroviária entre Beja e Vendas Novas).



Figura 4.5 – Uma das estampas de Boogard (1983) mostrando alguns dos conodontes estudados por este autor. Neste caso uma serie ontogénica de *Icriodus* sp. cf. *I. brevis*.

Por sua vez, Pereira (1987) estudou a geologia do noroeste transmontano, incluindo afloramentos considerados devónicos. Cunha & Oliveira (1989) examinaram palinomorfos do Devónico Superior na região da Mina de S. Domingos. Pereira & Meireles (1992) reviram os afloramentos do Paleozoico da Póvoa de Varzim, onde observaram afloramentos do Devónico da Formação de Telheiras, entre outros. Na tese de doutoramento de Couto (1993), encontra-se uma breve descrição e cartografia do Devónico na região de Valongo.

Pereira *et al.* (1996), estudaram a palinologia de rochas do limite Devónico-Carbonífero no sudoeste de Portugal. Um ano depois, Piçarra (1997), publicou uma nota referente à presença de graptólitos no Devónico Inferior do sinclinal de Terena, em Barrancos. Mais tarde, Romão *et al.* (1998) estudaram a sequência estratigráfica da sinforma de Amêndoa-Carvoeiro, onde se incluem afloramentos devónicos. Novos dados sobre palinomorfos do Devónico Inferior de Barrancos foram, ainda, fornecidos por Pereira *et al.* (1999b).

Os trabalhos neste Sistema continuaram pelo século seguinte, com destaque para Piçarra (2000), que defendeu tese de doutoramento intitulada “Estudo estratigráfico do sector de Estremoz-Barrancos, Zona de Ossa-Morena, Portugal. Litoestratigrafia e Bioestratigrafia do intervalo Câmbrico Médio?-Devónico Inferior”. Uma revisão das faunas bentónicas do Devónico Médio de Barrancos, pode, por outro lado, ser lida na publicação de Le Menn *et al.* (2002).

A partir desta data multiplicam-se os estudos sobre este intervalo. Assim, Robardet & Gutiérrez-Marco (2004) incluem parte do Devónico Português (mais especificamente em Barrancos), no seu trabalho referente às rochas sedimentares do Ordovícico, Silúrico e Devónico da Zona de Ossa-Morena. Os estudos palinológicos no Devónico Superior região do Pulo do Lobo, continuaram com Pereira *et al.* (2006) e Oliveira *et al.* (2006). Pereira *et al.* (2007) prosseguiram os estudos de palinórmorfos devónicos e carboníferos em vários pontos da Zona Sul Portuguesa. Uma reavaliação das faunas bentónicas e palinórmorfos em Dornes, atribuídas ao Devónico Inferior, é dada por Gourvennec *et al.* (2008). Ainda em 2008, Carvalho foca-se no icnofóssil *Treptichnus (Phycodes) pedum* do Devónico de Barrancos, e refere um novo espécime que poderá “(...) estender este famoso fóssil-guia da transição Proterozóico - Câmbrico ao Devónico Inferior (...)”.

Registam-se mais dois trabalhos sobre palinologia devónica: Lopes *et al.* (2009) estudaram palinórmorfos de uma sequência litológica compreendida entre o Silúrico e o Devónico Inferior; Pereira *et al.* (2009) efetuaram análises palinoestratigráficas em tarolos de sondagem de litologias devónicas do anticlinal de São Francisco da Serra (região NW da Faixa Piritosa Ibérica) e registaram a ocorrência de novos mióporos datados do Givetiano inferior. Machado *et al.* (2009) e Machado (2010) (e posteriormente Oliveira *et al.*, 2019 e Machado *et al.*, 2020b) evidenciaram a existência de vários recifes devónicos (Inferior a Médio) nos Calcários de Odivelas, no ocidente da Zona Ossa-Morena. Machado (2010) estudou palinórmorfos e a estratigrafia de rochas de idade devónica (Superior) e carbonífera (Pensilvaniano) em múltiplos locais onde afloram os Calcários de Odivelas, ao longo da zona de cisalhamento de Porto-Tomar-Abrantes e a sul, na Bacia de Santa Susana. As faunas e palinórmorfos do Devónico de Dornes foram novamente estudadas por Gourvennec *et al.* (2010). Machado *et al.* 2010 refere a presença do evento Choteč basal na Zona de Ossa-Morena. Mais dados bioestratigráficos, baseados em palinórmorfos foram acrescentados por Rocha *et al.* (2010) para o Devónico ao longo do rio Ardila (Barrancos), autor que avançou com potenciais implicações para a interpretação estrutural. Por fim, um estudo sobre a estratigrafia, palinologia e geoquímica orgânica do Devónico - Carbonífero na unidade de Albergaria-a-Velha pode ser lido em Machado *et al.* (2011).

Ainda em 2011, Schemm-Gregory descreveu um novo género e nova espécie de braquiópode (*Lusitanispirifer lusitanensis*) do Devónico Inferior de Dornes. Meireles (2011) descreveu, na sua

tese de doutoramento, ocorrências devónicas (entre outras unidades) num sector localizado a noroeste de Bragança. Gourvennec *et al.* (2011) estudaram braquiópodes e crinoides do Devónico Inferior e Superior de Portalegre, e respetiva biostratigrafia e paleogeografia. Por outro lado, Piçarra (2012) publicou um trabalho sobre património geológico e mineiro da região de Barrancos, com referência a afloramentos devónicos dessa mesma região. Ainda no mesmo ano, Schemm-Gregory e Henriques descreveram os braquiópodes devónicos da Coleção Krantz do Museu da Ciência da Universidade de Coimbra. Por fim, no ano de 2013, foram publicados alguns trabalhos sobre este Sistema. A publicação de Oliveira (2013) descreve a geologia da região do sinclinal de Estremoz, com litologias paleozóicas. Schemm-Gregory e Henriques descreveram, desta vez, coleções de braquiópodes do Devónico do Museu Geológico de Lisboa e do Museu da Ciência da Universidade de Coimbra. A primeira autora e Piçarra descreveram, em 2011, uma nova espécie de braquiópode devónico (*Astraelenia saomamedensis*) no sinclinal de Portalegre.

No mesmo ano surge uma obra mais atualizada sobre a geologia portuguesa, onde, no primeiro volume, referente à geologia pré-mesozoica, se fala sobre o Sistema Devónico em território nacional (Dias *et al.*, 2013; Dias & Basile, 2013). Mais recentemente são de referir os trabalhos de Couto *et al.* (2014) e Sá *et al.* (2014), os quais fazem referência ao Devónico do anticlinal de Valongo. Já no final da última década foi elaborada uma revisão ao material fossilífero, composto por restos de invertebrados e vertebrados publicado por Priem (1911) em Laúndos, levada a cabo por Burrow (2017). Caprichoso (2019) na sua tese de mestrado faz uma revisão das trilobites Calymenina do Devónico de Portugal sugerindo a existência de um género endémico até então desconhecido e de duas novas espécies. Ainda em 2019 no livro “The Geology of Iberia: a geodynamic approach (Volume 2: The Variscan Cycle)” Gutiérrez-Marco *et al.* (2019) fazem referência à sequência devónica na Ibéria e Oliveira *et al.* 2019 abordam as bacias sinorogénicas da mesma onde incluem formações devónicas da Zona de Ossa-Morena. Mais recentemente Machado *et al.* (2020a) reviu, na localidade tipo para a ocorrência dos Calcários de Odivelas, a biostratigrafia de conodontes e palinologia e os dados foram comparados com o que se conhece da macrofauna recifal e suscetibilidade magnética e estratigráfica. Amorim (2020) efetuou um estudo sobre a cartografia de Laúndos – Rates, onde se inclui o Devónico da região.

Os afloramentos do Devónico de Portugal são, ainda, referidos em notícias explicativas de várias Cartas Geológicas de Portugal, à escala 1:50 000, como por exemplo as folhas 9-A Póvoa de Varzim (Teixeira *et al.*, 1965); 9-C Porto (Carrington da Costa & Teixeira, 1957); folha 9-D Penafiel (Medeiros *et al.*, 1980; Lemos de Sousa, 1984), 44-B Barrancos (Perdigão *et al.*, 1982) e 28-A Mação (Romão, 2006) e ainda a Folha 8 à escala 1:200 000 (Oliveira, 1992) e a Carta Geológica de Portugal na escala 1:200 000 e Notícia explicativa da Folha 1 (Pereira, 1992).

4.2. O orógeno Varisco e as zonas de Lotze

O registo estratigráfico do Orógeno Varisco (Fig. 4.6 e 4.7) compreende um conjunto de sucessões estratigráficas regionais com diferentes graus de deformação, compostas por unidades de rochas metassedimentares e metamórficas com idades compreendidas entre o Proterozóico superior e o Carbonífero, as quais surgem, de forma vasta e diversificada, no sector ocidental da Península Ibérica, formando o que é conhecido por Maciço Ibérico (Martínez Catalán *et al.*, 2008). A generalidade das unidades da estratigrafia regional aí presentes, encontram-se metamorfizadas e são, frequentemente, intruídas por diferentes tipos de rochas granitóides. No seu todo, testemunharam a formação, durante o Devónico Superior e o Carbonífero, de uma colossal cadeia montanhosa pela convergência e colisão de dois continentes principais: Laurussia e Gondwana. O Orógeno Varisco é uma estrutura geológica de grande interesse a nível global, devido à continuidade dos seus afloramentos e pelos seus registos distintos que permitem o estudo da crosta continental e da evolução tectónica, magmática e metamórfica dos orógenos, fornecendo dados valiosos sobre a dinâmica litosférica durante o final do Pré-câmbrico e a Era Paleozoica (Martínez Catalán *et al.*, 2008).

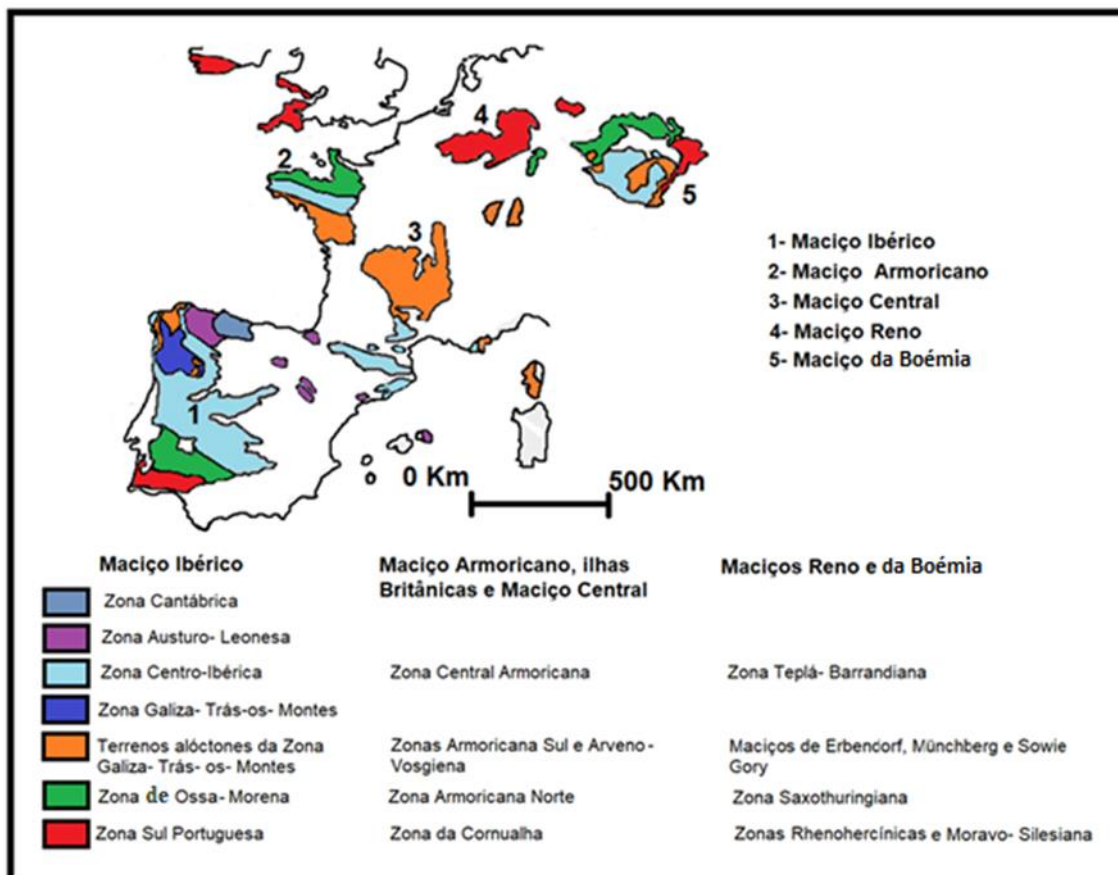


Figura 4.6 – Mapa tectonoestratigráfico da Europa mostrando a atual disposição dos vários fragmentos do Orógeno Varisco e as suas respetivas zonas. Adaptado de Murphy *et al.* (2010).

4.2.1. Zona Cantábrica (ZC)

Esta unidade é caracterizada por uma grande geodiversidade da sucessão paleozoica presente, o qual assenta de forma discordante sobre o Pré-Câmbrico e, na base, apresenta um Câmbrico com fácies indicadoras de paleoambientes costeiros, de reduzida profundidade (Julivert *et al.*, 1972). Este tipo de fácies prolonga-se para o Ordovícico e posteriormente para o Silúrico e para o Devónico onde regista, na parte final deste sistema (Fameniano superior), uma evolução tradutora de subida do nível médio da água do mar (transgressão). No Carbonífero inferior as unidades tornam-se uniformes, com prevalência de filitos e calcários com nódulos, compactos, com poucas dezenas de metros de espessura, dando lugar, no Carbonífero superior a uma sequência litológica mais desenvolvida. De seguida, até ao Moscoviano (Carbonífero superior), a respetiva evolução paleogeográfica ficou marcada pela formação de sulcos fortemente subsidentes, com a acumulação de grandes quantidades de sedimentos de fácies de pouca profundidade e em certas ocasiões, de fácies turbidíticas (Julivert *et al.*, 1972).

Esta unidade tectono-estratigráfica constitui o núcleo do Arco Cantábrico, formado pelas estruturas variscas no norte do Maciço Ibérico (Ribeiro *et al.*, 1995). Uma banda de rochas pré-câmblicas que ocupam o núcleo do antiforma de Narcea, compõem o limite ocidental desta zona. A deformação desenvolveu-se sobretudo à superfície, sob baixo (ou nulo) metamorfismo. Weil *et al.* (2001; 2010), Gutierrez-Alonso *et al.* (2004) e Pastor-Galán *et al.* (2012) propõem o Pérmico como idade da evolução do Arco Cantábrico, apresentando uma tectónica compreendida como um mecanismo de *orocline buckling, thick-skinned*, acompanhado de delaminação litosférica.

4.2.2. Zona Asturocidental-leonesa (ZAL)

Esta zona encontra-se delimitada pela antiforma de Narcea a este e o antiforma Olho-de-Sapo a oeste com o núcleo corresponde ao Pré-Câmbrico (Julivert *et al.*, 1972). A Zona Asturocidental-leonesa possui uma possança de sedimentos do Câmbrico e Ordovícico bem superior à Zona Cantábrica, onde predominam a fácies detríticas de baixa profundidade. O ambiente varia durante o Ordovícico Superior, com a deposição fácies turbidíticas, o que evidencia a instabilidade e subsidência da bacia. Este desenvolvimento teve o seu fim no final do mesmo Período e a espessura das sequências torna-se uniforme no Silúrico (Pereira, 2014).

O dobramento com vergência para este associado a uma xistosidade de fluxo penetrativa, está frequentemente sublinhado por grandes dobras deitadas (recumbentes). O conjunto está afetado por grandes zonas de cisalhamento e por cavalgamentos que no conjunto sublinham a transpressividade da deformação. Estas zonas de elevados gradientes de deformação estão marcadas por fabrics xistentos miloníticos. O auge da deformação dá-se com a génese de dobras de superfície axial sub-vertical, associada a uma xistosidade de crenulação (Marcos, 1973).

De acordo com Julivert *et al.* (1972), estes eventos tectónicos acontecem antes da deposição das litologias carboníferas superiores e da instalação de granitóides sin-tardi variscos, podendo-se observar na auréola de deformação por contacto, minerais originados por este tipo de metamorfismo sobrepondo-se aos fabrics prévios, incluindo a xistosidade de crenulação.

4.2.3. Zona Centro-Ibérica (ZCI)

Segundo Julivert *et al.* (1972) estabeleceu-se inicialmente que a Nordeste, a Zona Centro-Ibérica estaria limitada pela Asturocidental-leonesa e a sul pelo batólito de los Pedroches e o cavalgamento de Ferreira do Zêzere, tendo em conta normas relacionadas com a intensidade de deformação. Posteriormente, a Zona de Cisalhamento Tomar-Badajoz-Córdoba (ZCTBC) foi sugerida como limite sul da Zona Centro-Ibérica (Ribeiro *et al.*, 1983b; Mata & Munhá, 1986; Ábalos, 1992). Os dois últimos destes estudos consideram a estrutura referida como uma antiga zona de sutura cadomiana. A Zona de Cisalhamento Porto-Tomar-Ferreira do Alentejo (ZCPTFA) separa também a CZI da Zona de Ossa Morena (Romão *et al.*, 2013).

Esta zona foi subdividida por Martínez Catalán *et al.* (2004) em três domínios: o Domínio do Olho-de-sapo, o Domínio do Complexo Xisto-Grauváquico e o Domínio Meridional. Cada uma destas subdivisões diferencia-se pelas suas particularidades. O primeiro Domínio dominado por um complexo ígneo intrusivo e extrusivo essencialmente félsico da transição Furongiano - Tremadociano. O segundo é composto por uma sequência espessa e com características siliciclásticas, denominada de “Complexo Xisto-Grauváquico” (CXG) por Carrington da Costa (1950) e Teixeira (1955) de idade Neoproterozóico a Câmbrico. Por fim, o último domínio corresponde a unidades do Neoproterozóico Superior/Câmbrico Inferior, mas que em relação ao segundo domínio, destaca-se deste sobretudo por surgir na base das sequências ordovícicas, sublinhando um hiato ou uma grande inconformidade que corresponde à discordância Toledânica (Martínez Catalán *et al.*, 2004).

Delgado (1905) agregou a estratigrafia ante-ordovícica na “Formação xistosa das Beiras” que viria no futuro a ser conhecida como CXG (Teixeira, 1955). O CXG, em Portugal, foi dividido nos grupos do Douro e das Beiras por Bernardo de Sousa (1981; 1982; 1983), correspondendo este ultimo, grosso modo, ao descrito para o Domínio meridional acima referido. Oliveira *et al.* (1992) designou, mais tarde estas formações como Supergrupo Dúrico-Beirão. Estas sucessões foram datadas do Pre-câmbrico Superior (Ediacárico), com base na ocorrência de microfósseis (Sequeira, 2011). Os quartzitos do Ordovícico (Floiano) surgem sublinhados na base, ou por um conglomerado ou por uma sequência siliciclástica com características epiclásticas, isto com uma componente vulcano-clástica equivalente ao Olho-de-Sapo (Sánchez-García *et al.*, 2019). A parte média do mesmo Sistema está representada regionalmente por xistos e filitos negros com faunas

do Llanvirn e do Llandeilo (Julivert *et al.*, 1972). A parte superior está representada por arenitos e argilitos, assim como por níveis calcários.

O Silúrico surge também bastante uniforme, assente sobre o Ordovícico com uma lacuna estratigráfica de dimensão variável. Estão presentes sedimentos finos que dão origem a argilitos negros, liditos e calcários com presença de vulcanismo a nível local. O Devónico e Carbonífero estão representados de forma pouco extensa. Ribeiro (2013) refere a presença de sinformas e antiformas amplos, com orientação NW-SE, ao longo da estruturação da ZCI, com vergência tendencialmente para norte nos sectores mais setentrionais, enquanto que nos sectores mais meridionais a vergência ocorre essencialmente para sul. Por sua vez, na zona axial os planos axiais tendem a ser subverticais. O grau de metamorfismo é muito variável, desde baixa a alta temperatura, sendo que o grau de metamorfismo de alto grau tende claramente a ser mais intenso nos sectores norte-centro da ZCI, enquanto que à medida que nos deslocamos para sul o metamorfismo de baixo grau vai aumentando (Dias *et al.*, 2013). No Devónico Médio a ZCPTFA funcionou como uma falha de desligamento originando bacias do tipo pull-apart (Chaminé *et al.*, 2003) onde se depositaram metassedimentos devónicos e carboníferos ao longo do respetivo acidente tectónico (Machado *et al.*, 2011).

4.2.4. Zona de Galiza e Trás-os-Montes (ZGTM)

Esta Zona foi originalmente definida por Julivert *et al.* (1972) como sendo uma subzona pertencente à Zona Centro-Ibérica, com base na lito-estratigrafia e na estrutura, onde rochas ígneas equivalentes ao Complexo Olho-de-Sapo e granitóides variscos surgem frequentemente associadas a faixas de elevados gradientes de deformação, por vezes com carácter blastomilonítico. Anos mais tarde esta subzona foi promovida por Farias *et al.* (1987), a zona separada da ZCI, ocupando esta parte do seu limite norte, assim como a Zona Asturocidental-leonesa. É constituída por dois domínios (Farias *et al.*, 1987; Arenas *et al.*, 1988), respetivamente, a sequência inferior que é composta pelo parautoctone (domínios xistentes) e a sequência superior que composta por mantos alóctones sem equivalente na ZCI (Arenas *et al.*, 2007).

A Zona de Galiza e Trás-os-Montes tem início no norte da Península Ibérica, a escassos quilómetros a este de La Coruña e estende-se à região costeira da Galiza e para sul, passando a norte de Murça e de Torre de Moncorvo e seguindo o carreamento de Trás-os-Montes (Ribeiro *et al.*, 1990). Na região da Galiza e Astúrias surgem unidades devónicas e carboníferas com cerca de 400 km de extensão de mancha, e com uma ampliação crescente da deformação de oeste para este (Dallmeyer *et al.*, 1997; Ribeiro *et al.*, 2010a).

Na região nordeste do território nacional ocorre da base para o topo, segundo Rodrigues *et al.* (2013) as unidades do Complexo de Mantos Parautóctones, Complexo Alóctone Inferior, Complexo Ofiolítico e do Complexo Alóctone Superior. Os mantos Parautóctones são por sua vez compostos pelos domínios Inferior e Superior (Rodrigues *et al.*, 2003; 2006; 2013). Acima destes mantos ocorrem os terrenos alóctones (referidos acima) correspondendo a fragmentos terrenos continentais e oceânicos com diferentes evoluções tectónicas, térmicas e estruturais diferenciadas (Arenas *et al.*, 1986; Arenas *et al.*, 2007; Ribeiro *et al.*, 2007). Os terrenos continentais correspondem a um fragmento possivelmente da América que se encontrava separado da Ibéria pelo mar da Galiza Trás-os-Montes que por sua vez seria marginal ao Oceano Reich.

4.2.5. Zona de Ossa-Morena (ZOM)

A Zona de Ossa-Morena encontra-se limitada, a norte, pela ZCI e, a sudoeste, pelo cavalgamento de Ferreira-Ficalho e a sul pela Portuguesa (Julivert *et al.*, 1972).

Esta zona morfoestrutural é caracterizada por uma lito-estratigrafia muito variada, como consequência de uma evolução paleogeográfica complexa, que se junta a uma evolução tectono-magmática igualmente complexa que atravessa vários ciclos orogénicos e intra-orogénicos. A Zona de Ossa-Morena é conhecida por ser a que melhor marca a transição de três ciclos decisivos para a história do Maciço Ibérico. O Ciclo Cadomiano, o ciclo Rift-to-Drift e, por último, o Ciclo Varisco. O Primeiro ciclo, refere-se ao ciclo cadomiano de Idade ediacárica e que, basicamente está registado numa série de rochas ígneas de idade ediacárica, aflorante no sector norte da ZOM, e que em última análise refletem um magmatismo de Arco que terá ocorrido na margem norte do Supercontinente Gondwana. Em simultâneo com o desenvolvimento deste Arco ocorre o seu desmantelamento perpetuado na deposição em *back-arc* de uma série siliciclástica (Série Negra) também de Idade ediacárica (Schäfer *et al.*, 1993; Pereira *et al.*, 2008) muito característica da ZOM. Esta unidade litológica apresenta, de acordo com Araújo *et al.* (2006), uma sequência com micaxistos (muitas vezes biotíticos) dominantes, com intercalações de metachertes e quartzitos negros, estando presentes de forma menos frequente grauvaques e anfíbolitos e escassas intercalações de rochas carbonatadas. Esta formação dá lugar a sequências que em Espanha foram atribuídas ao Câmbrico com base no estudo de acritarcas (Ordóñez Casado, 1998). O Câmbrico ocorre de forma irregular em toda esta zona, apresentando, porém, uma sucessão carbonatada de grande extensão. Um conglomerado de base câmbrico assenta em discordância sob a “Série Negra” e, acima deste, deposita-se a sucessão carbonatada. Por cima desta ocorre uma sequência de tendência flyshóide, constituindo a Formação de Vila Boim e a Formação de Terrugem (Araújo *et al.*, 2013).

No seu conjunto, as séries detríticas e carbonatadas Câmbrio-Ordovícica da ZOM, juntamente com o registo de magmatismo Rift-to-Drift, são os que dentro de todo o Maciço Ibérico melhor testemunham o ciclo de fragmentação de uma crosta continental precursora da abertura do Oceano Rheic (Chichorro *et al.*, 2008; Sánchez-García *et al.*, 2019). Neste sentido a transição de um magmatismo essencialmente félsico do Câmbrio Inferior para um magmatismo bimodal anorogénico no Câmbrio Médio e, por último um magmatismo peralcalino na transição Câmbrio-Ordovícica testemunha, juntamente com sedimentação em bacias extensionais, todo o ciclo de Rift-to-Drift (Mata & Munhá, 1990; Chichorro *et al.*, 2008; Sánchez-García *et al.*, 2019). Durante Ordovícico verificou-se subsidência generalizada da bacia, invertendo-se esta propensão já no Silúrico, em que terá ocorrido sedimentação em ambientes de menor profundidade, segundo Araújo *et al.* (2006; 2013). Finalmente, no Devónico Inferior foi depositado, em conjunto com materiais sedimentares detríticos em geral, a sucessão turbidítica que compõe a Formação de Terena, contendo olistólitos. Esta Formação corresponde aos mais antigos depósitos sinorogénicos conhecidos nas unidades gondwânicas do maciço Ibérico (Oliveira *et al.*, 2019). A diferenciação aqui apresentada terá sido resultante da instabilidade crustal que levou à génese de olistostromas (deslizamentos gravitacionais submarinos) (Pereira, 2014). Tal terá resultado de inversão tectónica ocorrida durante o Devónico Inferior e Médio, por meio de deposição sedimentar sin-tectónica, pondo assim fim a um período dominado por forças extensivas (Ribeiro *et al.*, 2007 e Araújo *et al.*, 2013). Aqui ocorrem, de forma escassa, sedimentos carbonatados com recifes de coral associados datados do Devónico Inferior a Médio (e.g. Machado *et al.*, 2009; Machado *et al.*, 2010; Machado *et al.*, 2020a; Machado, 2010; Oliveira *et al.*, 2019). Nesta zona são observáveis os eventos Choteč e Kačák (Machado *et al.*, 2010; Machado *et al.*, 2020b). Entre o limite da ZOM e da Zona Sul Portuguesa encontram-se o Complexo Ofiolítico de Beja-Acebuches que corresponde ao fecho do Oceano Reich (e.g. Ribeiro *et al.*, 2007; Ribeiro *et al.*, 2010b).

4.2.6. Zona Sul Portuguesa (ZSP)

A Zona Sul Portuguesa encontra-se limitada ao sudoeste ibérico, prolongando-se a sul da ZOM, através do cavalgamento de Ferreira-Ficalho. Nesta zona surgem algumas unidades diferenciadas, ainda que em menor quantidade que a zona tratada no ponto anterior, sendo que apresenta uma repetição rítmica de arenitos e argilitos e níveis mais localizados de rochas metavulcânicas (Julivert *et al.*, 1972). A Zona Sul Portuguesa integra quatro domínios paleogeográficos principais: Domínio do Pulo do Lobo, Faixa Piritosa Ibérica, Grupo Flysch do Baixo Alentejo e Sector Sudoeste (Oliveira *et al.*, 2013). Apresenta dobras apertadas, com vergência para SW cada vez mais proeminente à medida que se prossegue para sul (Julivert *et al.*, 1972). Na Faixa Piritosa

ocorrem, associados às dobras, cavalgamentos com vergência igualmente para Sudeste (Ribeiro, 1983b). A tectónica nesta zona é fundamentalmente do tipo *thin skinned* (Ribeiro & Silva, 1983) com prolongamento para a frente dos cavalgamentos, assim como o da sedimentação do flysch com interação sistemática da deformação e da sedimentação (Dias & Basile, 2013).

No setor de Pulo do Lobo o metamorfismo atinge a fácies dos xistos verdes e começa a decrescer para sudoeste, atingindo a fácies da prenite-pumpelite na Faixa Piritosa (Munhá, 1990; Silva *et al.*, 2013).

Também segundo Julivert *et al.* (1972) as rochas graníticas têm uma fraca representação nesta zona, concentrando-se nas regiões limite com a Zona de Ossa-Morena. Ai ocorrem litologias básicas e ácidas geralmente com origem em intrusões pós-tectónicas. Por fim, ainda na Faixa Piritosa Ibérica, ocorre o Complexo Vulcano-Sedimentar, o qual é caracterizado por ocorrências de forte vulcanismo ácido e, em menor grau, básico ou intermédio, que terá aumentado de intensidade durante o final do Devónico Superior (Oliveira *et al.*, 2013).

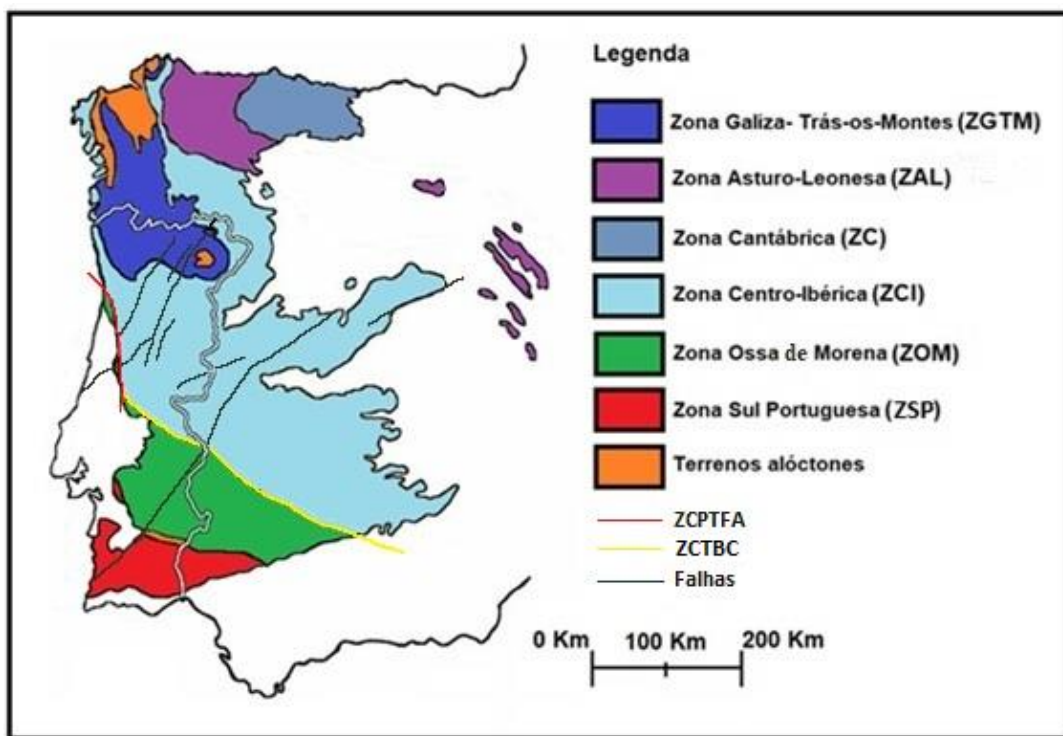


Figura 4.7 – Mapa pré-mesozoico da Ibéria apresentando as diferentes Zonas de Lotze que compõem o Mácio Ibérico. Adaptado de Pérez-Estaún *et al.* (2004).

4.3. Coleções de fósseis devónicos em museus ibéricos

Exemplares e acervos de fósseis do Devónico estão presentes em coleções de vários museus em Portugal. Apesar da sua presença, o material é escasso por comparação com coleções de outros

intervalos da estratigrafia portuguesa. As principais coleções estão distribuídas pelo Museu Geológico do LNEG, em Lisboa, e pelos museus da Universidade do Porto e Universidade de Lisboa, para além do Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. Destas quatro instituições, três foram visitadas (Fig 4.8) com o objetivo de conhecer os respetivos acervos e para os comparar com as amostras recolhidas nos diversos lugares. Alguns dos grupos faunísticos presentes nos acervos destes museus poderão necessitar de revisão taxonómica, sendo que alguns já foram alvo dessa mesma revisão (e.g. Burrow, 2017; Caprichoso *et al.*, 2017; Caprichoso, 2019). Foi visitado também o Museo Geominero de Madrid (Fig.4.20), com o mesmo objetivo de familiarização com as peças e para comparação do material estudado com espécimes recolhidos em unidades correlativas do Devónico, situadas em território espanhol.

4.3.1. Museu Geológico de Lisboa (LNEG)

O centenário Museu Geológico de Lisboa possui a maior e mais completa coleção de paleontologia do país, formando um espólio de importância incalculável. A nível de fósseis do período Devónico estão presentes exemplares provenientes de todo o território nacional. Um



Figura 4.8 – Aspeto de duas galerias museológicas de Portugal. A - Galeria de paleontologia do Museu Geológico de Lisboa (LNEG). B - Galeria de Paleontologia do Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. [Fotografias do autor]

grande número de amostras foi colhida pelos geólogos Nery Delgado (1835-1908) e Décio Thadeu (1919-1995) mas também se podem ver fósseis do Devónico de Laúndos recolhidos por Priem, em 1911 e, mais recentemente, braquiópodes recolhidos por Mena Schemm-Gregory (1976-2013). O museu apresenta uma coleção constituída, sobretudo, por braquiópodes e trilobites provenientes de Laúndos-Rates, Valongo, Dornes, Portalegre e Barrancos, entre outros. São de referir os restos mais antigos de vertebrados encontrados em território nacional, descobertos por Priem (1911) e que correspondem, na sua maioria, a peixes *Acanthodii* que foram mais tarde revistos e reclassificados por Burrow (2017) (Fig. 4.9).





Figura 4.9 – Alguns dos fósseis de vertebrados (ou inicialmente identificados como tal) do Devónico de Laúndos segundo a revisão de Burrow (2017). A - Mandíbula de *Ischnacanthus* sp., identificado originalmente como *Plectroodus mirabilis*. B - Espinho de barbatana de *Climatius* sp., originalmente atribuído a *Byssacanthus* (*Onchus*) aff. *arcuatus*. C - Espécime atribuído a *Ischnacanthiformes*,

originalmente identificado como *Campylodus? delgadoi*. D - Fragmento de Eurypteroidea identificado inicialmente com escama de crossopterígio. E - Espinho de *Onchus* sp. F - Mandíbulas de Phyllocarida identificados inicialmente como *Ctenodus?* sp. [Fotografias do autor]

Neste museu, assim como no museu Décio Thadeu (ver ponto 4.3.2) os géneros *Phacops*, *Proetus*, *Asteropyge*, *Homalonotus* e *Dalmanites* (Fig. 4.10) compõem a maioria da taxa de trilobites representados no espólio. As trilobites Calymenina deste museu foram revistas por Caprichoso (2019), daí resultando a descrição de um novo género e espécie: *Carringtonotus mendescorreiai*, resultado da revisão de exemplares de *Homalonotus mendes-correai*, *Homalonotus* aff. *cylindricus* e outras do mesmo género. A mesma autora criou ainda a nova espécie *Homalonotus mamedensis* a partir de alguns espécimes de *H.* aff. *knighti*, *H. mendes-correai* e de outras espécies dentro do mesmo género. Também *Phacops occitanicus* Barrois, 1886 é uma das espécies do género *Phacops* presentes no museu.



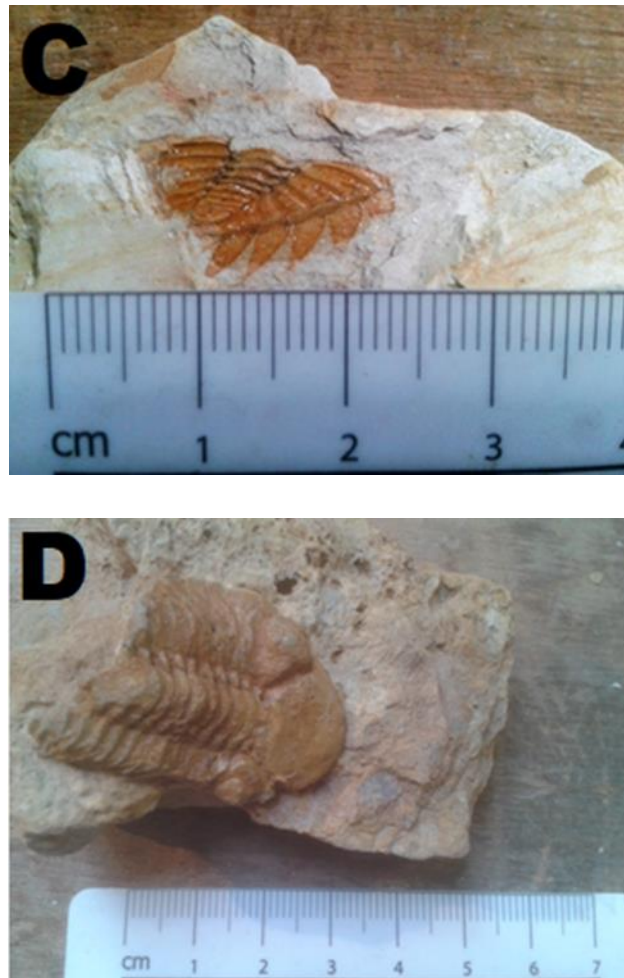


Figura 4.10 – Uma pequena amostra das trilobites presentes na coleção do Museu Geológico de Lisboa. A - Exemplar completo de *Proetus oehlerti*, agora reconhecida como pertencente ao género *Gerastos* (Caprichoso *et al.*, 2016). B - Pigídio de *Carringtonotus mendescorreiai*, anteriormente identificado como *Homalonotus mendes-correai*. C - Pigídio de *Asteropyge laciniatus*, táxon conhecido agora por *Treveropyge laciniata* (comunicação pessoal com o investigador Martin Basse). D - exemplar parcial de “*Phacops occitanicus*”. [Fotografias do autor]

Esta espécie é referida na tese não publicada de R. Feist (1977) onde o autor sugere, inclusive, um neótipo considerado inválido. O seu trabalho ainda aguarda publicação, pelo que o táxon *P. occitanicus* deve ser considerado inválido (comunicação pessoal com o investigador Martin Basse).

Os braquiópodes (Fig.4.11) são, como já foi referido anteriormente, frequentes na coleção desta instituição e estão representados em todas as jazidas de Portugal desde o Devónico Inferior ao Médio. Alguns dos taxa presentes no museu são: *Lusitanispirifer lusitanensis*, *Delthyris* sp.,

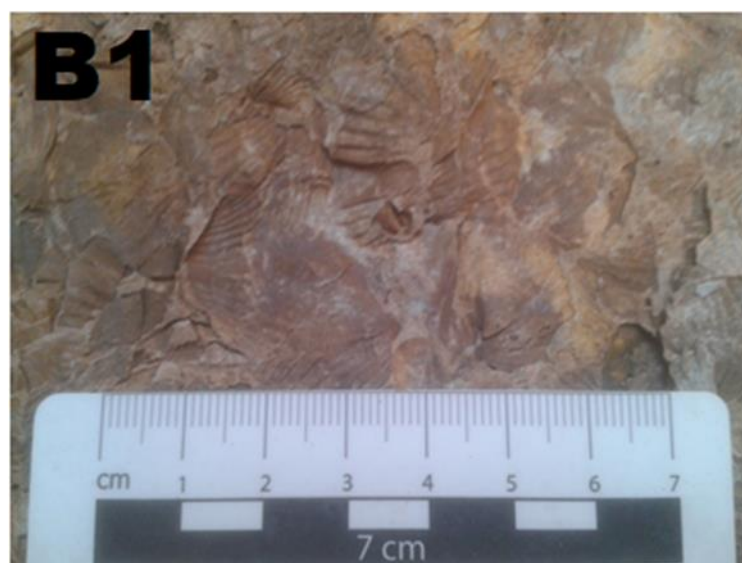




Figura 4.11 – Exemplo de vários braquiópodes presentes na coleção do Museu Geológico de Lisboa. A - Amostra com numerosos exemplares de *Lusitanispirifer lusitanensis*. B1 - Placa de rocha com numerosos exemplares de *Histerolytes* (?) sp. B2 - Pormenor de B1. C - *Hippauyoryx hipponyx*, *Meclearnites* sp.,

Plicostropheodonta sp., *Atyris* sp., *Platyorthis* sp. e rinconelídeos indeterminados. D - pormenor da imagem C; E - *Schizophoria provulvaria*. F- *Douvillina taeniolata*. [Fotografias do autor]

Acraspirifer sp., *Schizophoria provulvaria* e *Hippauyoryx hipponyx* entre outros.

Os corais rugosos são outro elemento da paleofauna devónica presente com alguma abundancia neste museu, aí correspondendo aos géneros: *Cyathophyllum*, *Dohmophyllum* e *Petraia*. Outros grupos, nomeadamente tentaculites, briozoários, corais tabulados, crinoides e possíveis restos de plantas completam o acervo devónico do museu (Figs. 4.12 e 4.13).

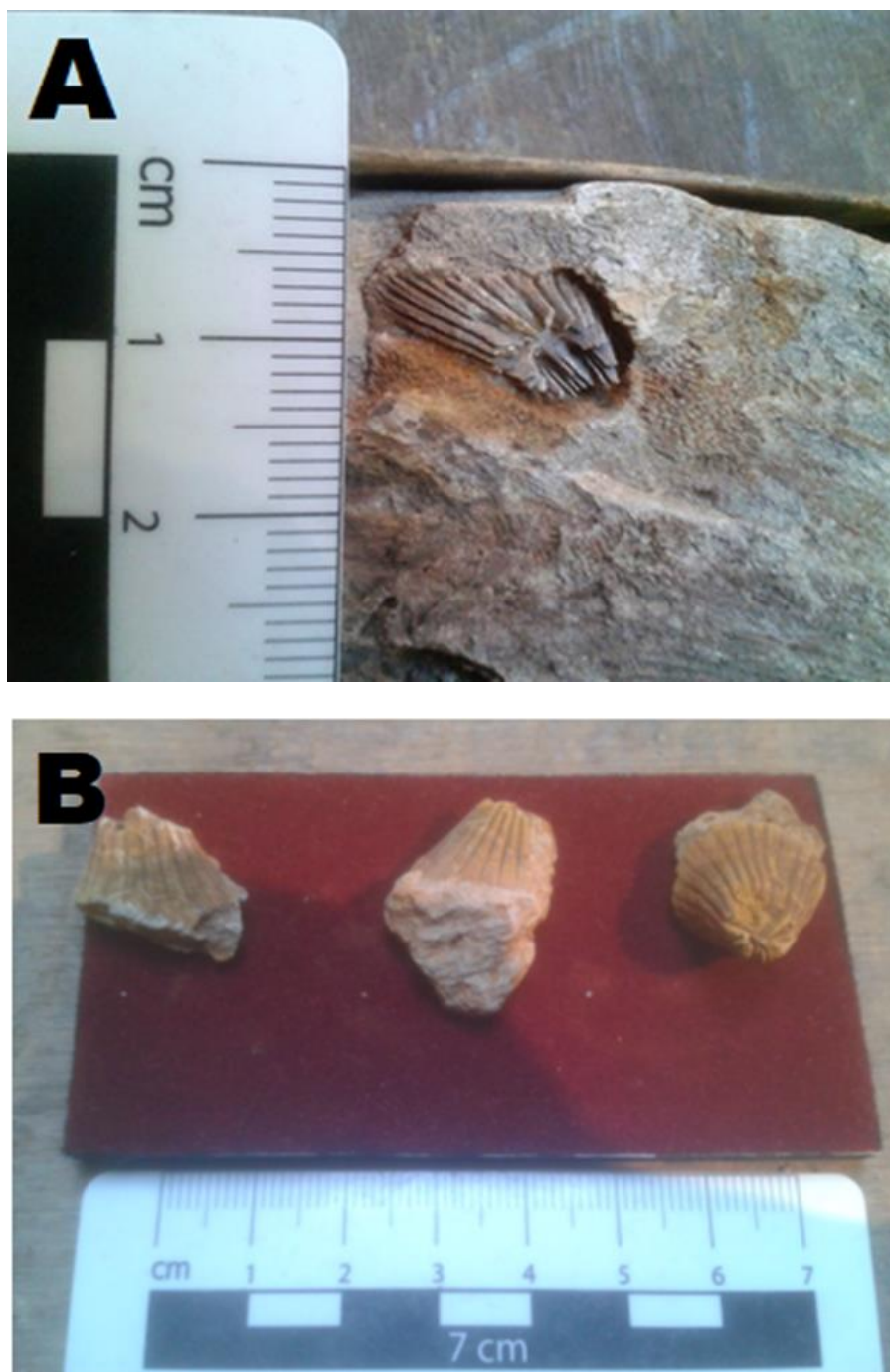




Figura 4.12 – Corais rugosos da coleção do Museu Geológico de Lisboa. A - *Cyathophyllum* sp. B - Exemplares de *Cyathophyllum* expostos na vitrina dedicada aos fósseis do Devónico. C - *Petraia Radiata* com uma estampa ilustrando um dos espécimes. [Fotografias do autor]

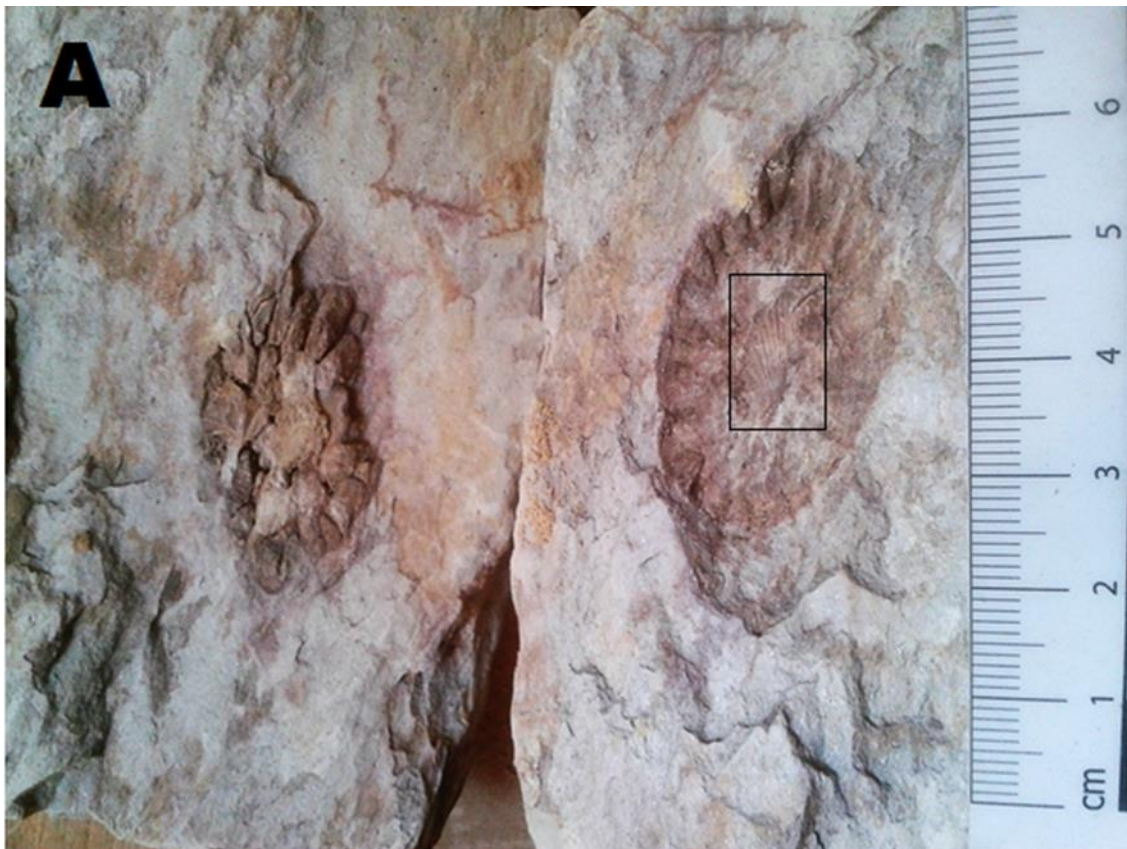




Figura 4.13 – Outros fósseis de corais devónicos das coleções do mesmo museu. A - *Pleurodictyforme* indeterminado. O retângulo mostra, na parte distal o molde externo de uma concha onde o coral estaria fixo em vida B - *Tentaculites* aff. *scalaris*. [Fotografias do autor]

4.3.2. Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa

As coleções do Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa incluem uma coleção de fósseis devónicos semelhante à observada no Museu Geológico de Lisboa, na qual se pode observar um acervo dominado por braquiópodes e trilobites provenientes de vários pontos do país. Os géneros são, na maioria dos casos, os mesmos que foram reconhecidos na instituição abordada no ponto anterior, destacando-se a grande quantidade de fósseis provenientes de Laúndos-Rates, que, em grande parte, carecem de etiqueta de identificação.





Figura 4.14 – Algumas trilobites presentes no Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. A - *Burmeisterella hexaspinosa* definida por Caprichoso (2019). B - Outro espécime de *Burmeisterella hexaspinosa*. C - Espécime de “*Asteropyge laciniatus*”, agora *Treveropyge laciniata* (comunicação pessoal com o investigador Martin Basse) representado por molde e contramolde e com molde em gesso do mesmo exemplar. [Fotografias do autor]

A sua proveniência é inferida a partir dos poucos que contem informação associada. Esta coleção é constituída por trilobites (Fig. 4.14), braquiópodes (Fig. 4.15), bivalves, briozoários e tentaculites (Fig. 4.16.) de dimensões apreciáveis na sua maioria. Apesar de grande parte dos fósseis devónicos serem de Laúndos-Rates também existem abundantes espécimes de Portalegre e Dornes, representados, sobretudo, por braquiópodes e trilobites. Algumas destas últimas, mais precisamente as Calymenina, foram também elas revistas por Caprichoso (2019).





Figura 4.15 – Alguns exemplos de braquiópodes presentes no Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. A - *Strophonema* aff. *steini*. B - *Spirifer hystericus*. C - *Spirifer subsulcatus*. [Fotografias do autor]



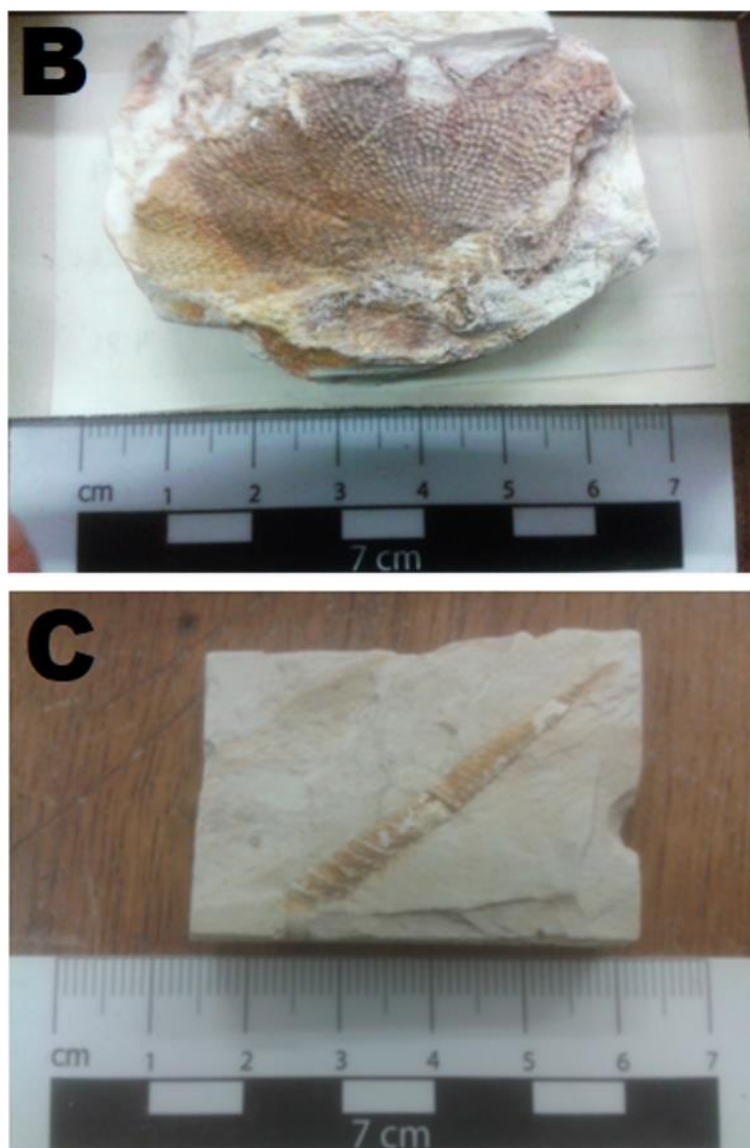


Figura 4.16 – Exemplos de bivalves, briozoários e tentaculites do Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa. A - O bivalve *Pterinea* cf. *lineata*. B - O briozoário *Fenestella bouchardi*. C - Tentaculite sem etiqueta associada. [Fotografias do autor]

4.3.3. Museu de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto

O espólio devónico português deste museu é relativamente pequeno quando comparado com as coleções de outras instituições visitadas. É particularmente rico em fósseis de trilobites, briozoários e corais rugosos mas também contem um número apreciável de braquiópodes e tentaculites. Entre as trilobites podem-se encontrar numerosas amostras contendo os géneros *Dalmania*, *Dalmanites* (os dois géneros identificados por Caprichoso (2019) como *Burmeisterella hexaspinosa*), *Cryphaeus*, *Phacops*, *Homalonotus* e *Carringtonotus* (Fig. 4.17), este último fruto da revisão da mesma autora, provenientes de vários pontos da ZCI. Ao contrário de outras

instituições visitadas, esta instituição contém apenas exemplares provenientes da Zona Centro-Ibérica.



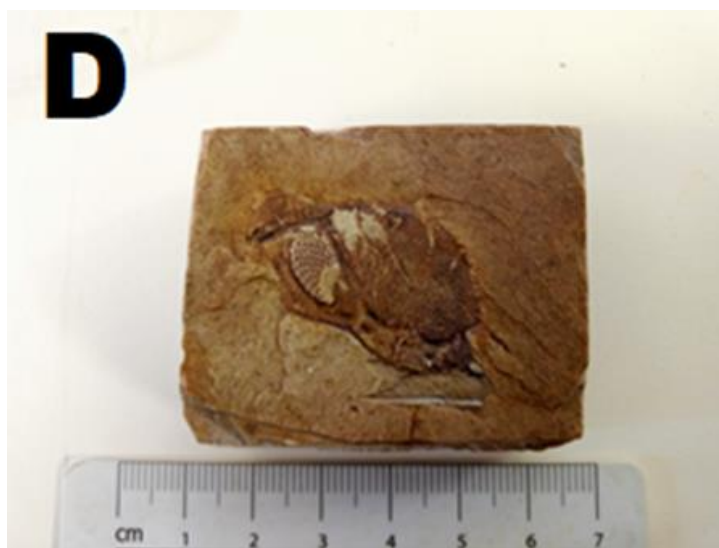


Figura 4.17 – Trilobites do Museu de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto. A - Holótipo de *Burmeisterella hexaspinosa* representado por molde e contramolde. B - Exemplar quase completo de *Cryphaeus laciniatus* com etiqueta clássica associada. C - Pigídio de *Carringtonotus mendescorreiai* com etiqueta associada denunciando a sua identidade original e estampa do mesmo exemplar. D - Céfalos parcial de *Phacops* sp. [Fotografias do autor]

Os braquiópodes estão representados pelos géneros *Orthis*, *Strophonema*, *Orbiculoidea* e géneros classificados ou reclassificados por Schemm-Gregory: *Rhynchonellida* indet e *Filispirifer* (este segundo a partir de espécimes inicialmente atribuídos a *Spirifer paradoxus* var. *hercinicus* e *Spirifer aff primoevus*) (Fig. 4.18). O bivalve *Pterinea* está, também, presente nesta coleção (Fig. 4.19). Aqui ainda podem ser encontrados numerosos corais rugosos provenientes de Laúndos, na sua totalidade, assim como diversos exemplares de tentaculites (Fig. 4.19). O museu encontra-se atualmente fechado, abrindo ao público em breve após a conclusão das obras de remodelação.







Figura 4.18 – Exemplos de braquiópodes do Museu de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto. A - *Orbiculoidea* sp. B - *Strophonema* aff. *steini*. C - Género *Filispirifer*. D - Outro exemplar de *Filispirifer*. E - *Orthis gervillei*. F- Rhynchonellida indeterminado. [Fotografias do autor]







Figura 4.19 – Outros fósseis presentes no Museu de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto. A - *Tentaculites enlongatus*. B - *Fenestella retiformis*. C - Briozoários acantoclacideos. D - Coral rugoso. E - *Cyathophyllum* sp. F - *Pterinea*. [Fotografias do autor]

4.3.4. Museo Geominero de Madrid

O Museo Geominero de Madrid apresenta uma coleção de fósseis devónicos de grandes dimensões e muitíssimo variada. Devido à presença de um enorme espólio e às limitações impostas pelo tempo e de pessoal disponível para auxílio a observação de espécimes restringiu-se, na grande maioria, à Zona Centro-Ibérica, a qual é a unidade tectonoestratigráfica abordada

neste trabalho. Dos grupos taxonómicos presentes, estão todos os que ocorrem em Portugal, acrescidos dos grupos Blastoidea, Cystoidea e Porífera.

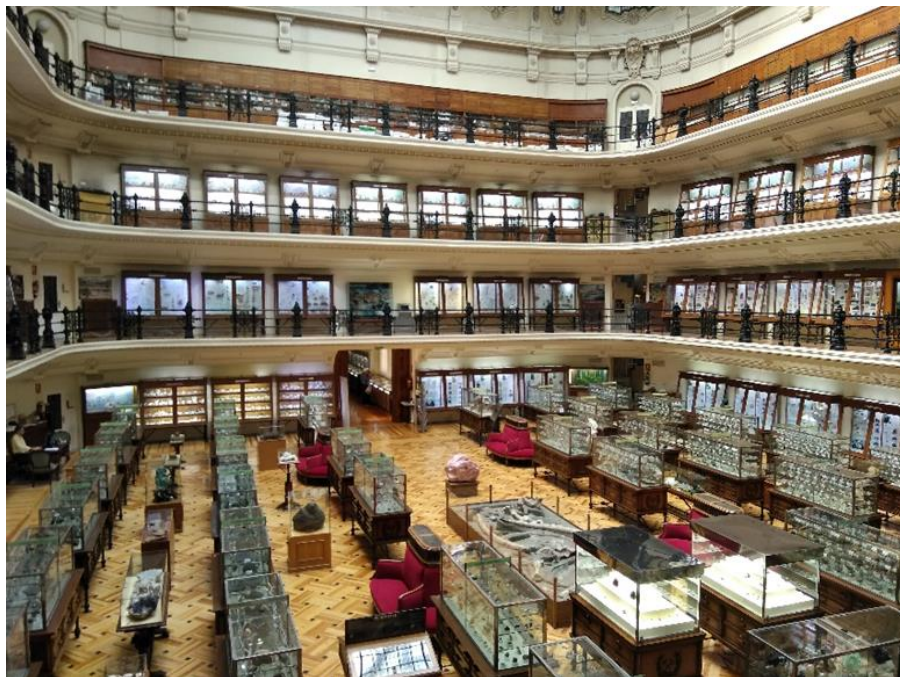


Figura 4.20 – Vista geral do Museo Geominero de Madrid. [Fotografia do autor]

Uma grande diferença entre os espécimes observados em museus portugueses e os deste museu é a sua conservação. Muitos destes exemplares estão num estado pristino e as suas classificações estão atualizadas. As faunas lá representadas e datadas do Devónico Inferior ao Superior, são constituídas por numerosas espécies de corais rugosos e tabulados, poríferos, graptólitos, briozoários, crinoides, braquiópodes, blastóides, cistóides, tentaculites, bivalves, nautilóides, amonóides e trilobites. A esta longa lista de fauna acrescentam-se ainda restos de plantas. Uma grande parte destas espécies não está representada em Portugal, embora existam alguns géneros de trilobites, braquiópodes e corais rugosos e tabulados que o estão. Isto pode dever-se ao facto de o Devónico espanhol se encontrar intensivamente estudado, ao contrário do Devónico de Portugal.

Os fósseis da ZCI provêm de diversas localidades das províncias de Ciudad Real, Extremadura e Guadalajara. Entre os braquiópodes presentes na ZCI neste museu pode encontrar-se por exemplo os taxa: *Schizophoria vulvaria*, *Boucotstrophia guadalperalensis*, *Paraspirifer chillonensis*, *Plicostropheodonta lenis*, *Atrypa reticularis* entre outros que exibem uma enorme variedade de tamanhos e formas (Figura 4.21).

Entre os corais rugosos e tabulados contam-se as espécies: *Pleurodictyum problematicum* Fig. 4.22), *Combophyllum marianum*, *Lindstroemia cornuhirci*, *Acervularia davidsonia* e *Zaphrentis guillieri* (Fig. 4.23) entre outros, estando o primeiro género presente em Portugal.





Figura 4.21 – Exemplos de braquiópodes do Devónico de Espanha expostos no Museo Geominero de Madrid. A - *Schizophoria vulvária*. B - Amostra com exemplares de *Boucotstrophia guadalperalensis*, *Paraspirifer chillonensis* e *Plicostropheodonta lenis*. C - Associação de *Paraspirifer chillonensis* e

Fascistropheodonta sp. D - Exemplar de *Boucotstrophia guadalperalensis* em associação com um pigídio da trilobite *Burmeisteria pradoana*. E- *Atrypa reticularis*. F - *Euryspirifer pellicoi*. [Fotografias do autor]



Figura 4.22 – Na pagina anterior exemplares do coral tabulado *Pleurodictyum problematicum* do Museo Geominero de Madrid (A a C). Note-se a imagem C que mostra a impressão de um *Pleurodictyum* sobre um braquiópode. [Fotografias do autor]



Figura 4.23 – Na pagina anterior, três de exemplos de corais rugosos solitários presentes no Museo Geominero de Madrid. A - *Combophyllum marianum*. B - *Lindstroemia cornuhirci*. C- *Zaphrentis guillieri*. [Fotografias do autor]

As trilobites, presentes em grande número, correspondem às espécies *Phacops* sp., *Proetus* sp., *Homalonotinae* sp. e *Heliopyge* sp., entre outras (Fig. 4.24). Por fim, é de referir a presença, também ela numerosa, de pedúnculos e cálices de crinoides com excelente preservação.



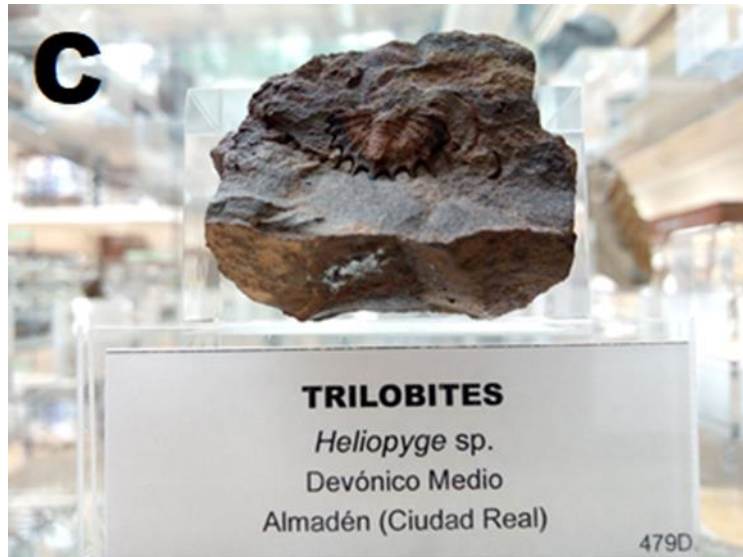


Figura 4.24 – Algumas trilobites Museo Geominero de Madrid. A - Espécime completo de *Proetus* sp. B - Céfaló de *Homalonotinae* sp. C - Pigídio de *Heliopyge* sp. [Fotografias do autor]

4.3.5. Outras coleções

Existem outras coleções contendo fósseis devónicos, noutras instituições tais como o Museu de História Natural da Universidade de Lisboa e de Coimbra, que não foram visitadas.

5. Enquadramento geográfico e estratigráfico

5.1. Caracterização geográfica da área em estudo

As unidades estudadas estão inseridas na Zona Centro-Ibérica de Portugal, mais especificamente na zona norte e centro do país (Fig. 5.1). A norte encontram-se as jazidas de Laúndos-Rates e São Pedro da Cova pertencendo a uma sequência de rochas devónicas que foi em tempos contínua. No centro de Portugal encontram-se as jazidas de Dornes, perto da aldeia que dá o nome ao local. Finalmente, mais a sul encontram-se as jazidas de Portalegre, mais especificamente na Serra de São Mamede.



Figura 5.1 – Mapa tectono-estratigráfico de Portugal mostrando as localizações dos afloramentos devónicos estudados em relação às zonas de cisalhamento (destacadas a vermelho e a roxo) que controlaram a sua deformação. Adaptado de Ferreira (2000).

5.2. Caracterização geológica da área em estudo

A Zona Centro-Ibérica apresenta uma sequência estratigráfica que pode ser dividida em dois grandes grupos (Dias *et al.*, 2013): Litologias pré - a sinorogénicas datadas do Pré-câmbrico ao Devónico Inferior, deformados por vários processos relacionados com a Orogenia Varisca. A este grupo pertence o Complexo Gnassio-Migmatítico de Miranda do Douro (Soco Cadomiano)

composto por diversas rochas ígneas metamorfizadas. Aqui se encontra também o Super Grupo Dúrico-Beirão, anteriormente conhecido como Complexo Xisto-Grauváquico ante-ordovícico (Carrington da Costa, 1950; Teixeira, 1955) que cobre uma vasta área da região do Douro e se prolonga até a região centro sendo constituído por duas unidades: O Grupo do Douro a norte e o Grupo das Beiras a sul, que se encontram separadas entre si por um limite que passa por São João da Madeira, Viseu e pela Serra da Malcata (Oliveira *et al.*, 1992 in Dias *et al.*, 2013). O Grupo do Douro, definido por Bernardo de Sousa, é constituído pelas seguintes Formações: Fm. de Bateiras (a unidade mais antiga), Fm. Everdosa do Douro, Fm. de Rio Pinhão, Fm. de Pinhão, Fm. de Desejosa e Fm. de S. Domingos. Já o Grupo das Beiras é constituído pelas unidades: Filitos laminados de Lameira da Ordem-Palhota, metagrauvaques de S. Pedro do Eseval, metagrauvaques e microconglomerados intercalados de filitos de Padrão-Silveira e filitos grafitosos de metagrauvaques negros da Barragem de Fratel (Romão *et al.*, 2013). Ainda segundo a mesma bibliografia, surge o Grupo de Vale do Grou, que corresponde a uma sucessão detrítica, possivelmente, depositada entre o Câmbrio Inferior e Superior. Este grupo é composto pelas seguintes unidades: Fm. de Ribeira do Ameal, Fm. Vale dos Massos e Fm. Pedreira do Ameal. Assentes sobre estes grupos encontra-se o Ordovícico que é composto por várias formações: Fm. Vale de Bojas (dois membros: Membro Bojas e Membro Freitas), Fm. do Marão ou Quatzito Armoricano (três membros: Ermida, Malhada e Fragas de Ermida), Fm. Moncorvo, Fm. Chão do Amieiral, Fm. Santo Adrião, Fm. Maceiras e Fm. Guadramil (composta por dois membros: Ribeira de Guadramil e Sal Moido). As rochas silúricas estão representadas em diversos pontos do país com liditos (Piçarra 2003 in Romão *et al.* 2013) xistos negros, filitos negros carbonosos, quartzitos claros, calcários cinzentos-escuros, ampelitos com fosfatos e ftanitos com diversas faunas de graptólitos. O Devónico é abordado no ponto 5.3. deste capítulo.

Por último, ocorre um segundo grupo constituído por litologias de origem continental não metamórficas, tardi a pós-orogénicas, do Carbonífero superior que se encontram depositadas em bacias límnicas (ao longo do Sulco Carbonífero Durico-Beirão) intra-montanhas bastante tectonizadas (Dias *et al.*, 2013).

5.3. O Devónico da Zona Centro-Ibérica

O Devónico Inferior está representado em diversos locais da Zona Centro-Ibérica (ZCI) onde se podem encontrar duas das três séries: Inferior e Médio. A série Inferior pode ser encontrada em todos os locais que possuem afloramentos devónicos, sendo a mais bem representada estratigraficamente, embora a série Média esteja também presente, ainda que de forma menos representativa. Segue-se uma descrição sumária dos locais datados da Série Inferior e Média na ZCI.

Próximo da cidade do Porto surgem afloramentos devónicos organizados numa faixa, outrora contínua, entre o rio Cávado e o rio Douro, mais propriamente, sob forma de retalhos, em São Félix de Laúndos-Rates, Maganha, Telheiras, Valongo, Mindões e Varzielas (Teixeira & Gonçalves, 1980). O Devónico de São Félix de Laúndos (Pragian a Emsiano) é muito fossilífero, encontrando-se, trilobites como *Homalonotus (Digonus)* cf. *ornatus*, *Asteropyge* (A.) *laciniatus*, A. (A.) aff. *pectinatus* e *Phacops* (P.) cf. *occitanicus*; bivalves, entre os quais *Aviculopecten follmanni*; numerosos braquiópodes (como, por exemplo, *Spirifer paradoxus*), pterópodes, briozoários, ostracodes, entre outros, de idade devónica inferior (Pragian) (Teixeira & Gonçalves, op. cit.). Ainda na mesma região, Priem (1911) identificou várias espécies de peixes devónicos. Já na região entre Valongo e Vizela, com o Lochkoviano e Pragian a Emsiano representados, ocorrem espécimes de *Homalonotus viannai* var. *valonguensis*, *H. viannai*, *Spirifer mercuri* (sinónimo de *S. sulcatus*), *Orthothes hipponix*, *Phacops intermedius*, *P. bronni*, *P. latifrons* (*P. occitanicus*), *Bellerophon bilobatus*, *B. megalonphalus*, *Avicula pseudolaevis*, entre outros (Teixeira & Gonçalves, op. cit.). Os afloramentos do Devónico do norte português, são constituídos sobretudo por formações metassedimentares, pelítico-areníticas e quartzíticas. Em Valongo ocorre uma transição gradual entre o Silúrico e o Devónico de granulometria mais grosseira (Dias *et al.*, 2013). De acordo com os mesmos autores, as diferentes unidades devónicas (ou de suposta idade devónica), em cada um dos flancos do anticlinal de Valongo, apresentam acentuadas diferenças de fácies. Ao longo do flanco inverso ocorre a Formação de Telheiras (Devónico), numa faixa estreita e descontínua, deformada pela Zona de Cisalhamento do Sulco Carbonífero Dúrico- Beirão (Dias *et al.*, op. cit.). Ocorre ainda a unidade Grauvaques de Sobrado (Delgado, 1908), também conhecida por Formação de Sobrado, cuja parte inferior é atribuída ao Silúrico (Oliveira *et al.*, 2000 in Dias *et al.*, op. cit.). Segundo estes autores, as duas formações em questão apresentam diferenças notáveis a nível paleontológico e litológico, as quais se pensa estarem relacionadas com uma profunda influência tectónica na estruturação do orógeno, com destaque para a Zona de Cisalhamento do Sulco Carbonífero Durico-Beirão (ZCSCDB) (inserida na Zona de Cisalhamento Porto-Tomar-Ferreira do Alentejo), que terá sido propícia à diversificação paleogeográfica local, da qual resultaram cortejos de fácies distintas lateralmente bastante próximas umas das outras, e integradas nas formações de Telheiras e de Sobrado (Pereira, 1992). A ZCSCDB (inserida na ZCPTFA) teve implicações importantes no controlo de deformação no anticlinal de Valongo (Pereira, 1992).

Já em Dornes (centro de Portugal) existe um afloramento, nas margens do rio Zêzere, parcialmente submerso pela albufeira de Castelo de Bode, que é constituído por litologias xisto-argilo-areníticas, xisto-grauvacóides e por calcários dolomíticos (Teixeira & Gonçalves, 1980). Aqui, Perdigo (1979) descreveu várias espécies de braquiópodes (*Platyorthis circularis*, *Schizophoria provulvaria*, *Hipparionyx hipponyx*, *Stropheodonta* (S.) *gigas*, *Chonetes*

sarcinulatus, *Uncinulus fronecostatus*, *U. mudicus*, entre outros) e de moluscos bivalves (*Leiopteria* (L.) *pseudolaavis*, *Nuculana* cf. *securiformes* entre outros). Surgem também ostracodes, sendo esta uma fauna semelhante à de S. Félix de Laúndos e de Portalegre (Teixeira & Gonçalves, op. cit.). Gourvennec *et al.* (2008) descrevem aqui uma série de formas bentónicas: várias espécies de braquiópodes, corais tabulados, crinoides e ainda mioesporos associados. Gourvennec *et al.* (2010) estudaram também palinórmfos, tais como acritarcas, entre outros grupos, e faunas devónicas tais como braquiópodes, gastrópodes, briozoários, bivalves e possíveis tentaculites. Próximo de Dornes encontra-se o afloramento de Amêndoa, constituído por arenitos quartzíticos do topo do Silúrico. Estas litologias contêm vários fósseis que poderão pertencer ao Devónico Inferior (Teixeira & Gonçalves, op. cit.). A ZCTBC teve implicações no controlo da deformação desta região (Pereira, 1992).

Entre Castelo de Vide e Esperança (Portalegre), predominam litótipos de xisto argiloso, arenitos quartzíticos e calcários dolomíticos, pertencentes ao núcleo de um sinclinal, naquilo que é a mancha com Devónico mais extensa em Portugal, prolongando-se para a vizinha Espanha (Teixeira & Gonçalves, op. cit.). Estas unidades apresentam um elevado conteúdo paleontológico, especialmente em S. Julião. Dos fósseis que surgem destacam-se trilobites tais como *Cyphaspsis ceratophthalmus*, *Proteus oehlerti*, *Asteropyge* (A.) *laciniatus*, A. (A.) *punctatus*, A. (*Metacantus*) *stellifer*, *Phacops* (P.) cf. *major*, P. (P.) cf. *occitanicus*, entre outras (Teixeira & Gonçalves, op. cit.). Os autores referem ainda que, nesta sucessão, estão representados todos os andares referentes ao Lochkoviano e Pragiano. O Devónico Médio, em Portugal, foi reconhecido pela primeira vez por Perdigão (1967) nas imediações de Portalegre, mais propriamente nos arredores do Monte Troviscal, em S. Julião. Aqui foram estudadas duas jazidas fossilíferas, ambas de litofácies xisto-argilosa, micácea, de cor amarela (Perdigão, 1967). Quanto ao conteúdo paleontológico destacam-se *Arthyris concentrica*, *Uncinulus orbygnyanus*, *Conchidium hercynicum* e *Paraspirifer cultrijugatus*, entre outros taxa (Perdigão, op. cit.; Teixeira & Gonçalves, op. cit.). Os afloramentos com Devónico posicionados mais a norte, localizam-se na região de Trás-os-Montes e correspondem a sucessões metassedimentares atribuídas ao Devónico Superior (Dias *et al.*, 2013). Por fim, este Sistema surge, a norte, na região do Marão, representado pela Formação de Santos, a qual é, superiormente, cortada pelo Carreamento de Canadelo, considerado a base dos terrenos parautoctones (Pereira, 1987). Esta Formação é constituída por cerca de 30 m de pelitos bandados cinzento-negros, com ritmos milimétricos, seguidos por níveis centimétricos de pelitos verdes e metassedimentos com laminação paralela e cruzada, com uma possança de 30 m, seguindo-se 8 m de grauvaques apresentando estratificação cruzada, cerca de 20 m de alternâncias milimétricas de pelitos e psamitos, 7 m de finas laminações de pelitos negros e, por último, uma sequência de metassiltitos e pelitos com intercalações de metagrauvaques e metaquartzovaques, apresentando 40 m de possança (Dias *et al.*, op. cit.). Segundo estes autores a Formação de Santos

ainda não revelou qualquer vestígio macrofóssil, pelo que a sua datação permanece incerta. No entanto Quiroga (1980, in Dias *et al.*, op. cit.) atribui uma idade devónica superior com base em conodontes.

5.3.1. Sector de Rates

Este sector, localizado a 35 km a norte do Porto (norte de Portugal) corresponde a dois afloramentos distribuídos por duas unidades devónicas de idade distinta: D¹_a Lokchoviano e D¹_b Pragiano a Emsiano. O afloramento da primeira unidade encontra-se a cerca de 560 m do Monte de São Félix de Laúndos, em Rates mas muito próximo com a fronteira com Laúndos e o segundo a cerca de 1070 m da mesma localização. Os estudos nestas regiões são escassos em tempos atuais.

5.3.2. Sector de São Pedro da Cova

O local estudado aqui engloba as litologias do anticlinal de Valongo. Está localizado no flanco inverso do referido dobramento, numa plantação de eucaliptos. O anticlinal de Valongo corresponde a uma dobra recumbente à escala regional cujo eixo se localiza em Valongo e se prolonga no máximo até Castro de Aire, onde é interrompido por granitos.

5.3.3. Sector de Dornes

Os afloramentos estudados em Dornes localizam-se no centro do país, mais especificamente no extremo da península onde se encontra a aldeia de Dornes, logo depois do cemitério. Normalmente encontra-se submerso pela albufeira da Barragem de Castelo de Bode, podendo ser acedido apenas em períodos de seca prolongada que faz o nível da água descer consideravelmente e expondo o afloramento. O segundo afloramento estudado encontra-se num corte de estrada (Dornes-Vale Serrão) a SE do afloramento da península e corresponde a um prolongamento do mesmo, apresentando litologias e fauna praticamente idênticas.

5.3.4. Sector de S. Julião – Portalegre

Os locais de estudo estão situados na Serra de São Mamede e estão inseridos na mais extensa mancha de litologias devónicas presentes em Portugal que corresponde ao sinclinal de Portalegre. Os afloramentos estudados encontram-se todos eles em cortes de estrada.

5.4. Caracterização estratigráfica e paleontológica dos afloramentos estudados

5.4.1. Rates - Jazida 1

Este afloramento (Fig. 5.2) situa-se na unidade D¹_a na Carta Geológica 9-A e revela-se pouco fossilífero e com comportamento siltítico (sem qualquer superfície de xistosidade ou foliação). É composto por siltitos pelíticos de tons claros entre esbranquiçados cinza a tons de azuis intercalados com níveis listados de óxidos de ferro sem fósseis (atitude da estratificação: 135 N subvertical a vertical). Está presente alguma moscovite.



Figura 5.2 – Aspeto geral do afloramento da jazida 1 de Rates. [Fotografia de Pedro Correia]

Esta unidade foi designada inicialmente por Nery Delgado como “Grés superiores” (S²_v) e considerou como pertencente ao Silúrico, embora pudesse pertencer ao Devónico Inferior (Teixeira *et al.*, 1965). Priem (1911) descreveu, nesta região elementos faunísticos correspondentes a exemplares de artrópodes, braquiópodes e peixes que foram posteriormente reestudados por Burrow (2017) que reinterpretou de forma correta alguns deles. Priem atribuiu idade silúrica (Ludlow) a este depósito fossilífero, sendo, mais tarde, considerado do Devónico

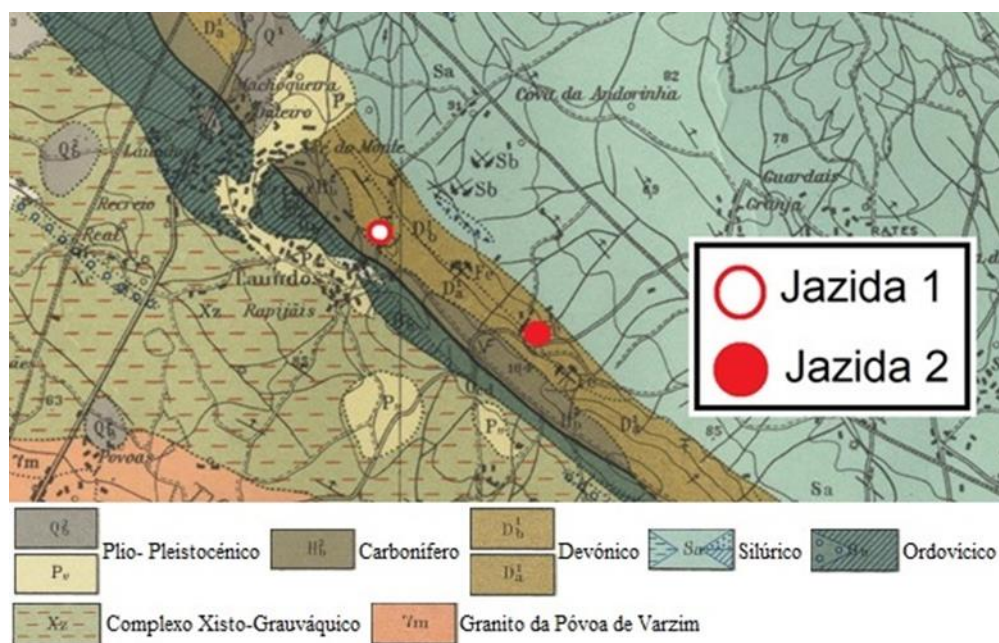


Figura 5.3 – Excerto da Folha 9-A Póvoa de Varzim da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000

mostrando as localizações das duas jazidas de Rates (Teixeira *et al.*, 1965). D^{1a} Grés micáceos por vezes quartzíticos, localização da jazida 1. D^{1b}- Xistos argilosos amarelos, localização da jazida 2.

Inferior (Lochkoviano) (Carrington da Costa, 1931; Teixeira *et al.*, 1965; Teixeira & Thadeu, 1967; Perdigão, 1977).

Esta Formação não era explorada desde os tempos de Priem (1911) e o único trabalho publicado em anos recentes sobre fósseis desta foi elaborado por Burrow em 2017 onde a autora faz uma revisão de alguns dos fósseis com especial atenção para os vertebrados.

5.4.2. Rates - Jazida 2

Este afloramento (Fig. 5.4) corresponde à unidade D^{1b} na Carta Geológica 9-A Póvoa de Varzim. Litologicamente é constituído por xistos argilosos, amarelos muito fossilíferos.

Carrington da Costa (1931) descreve ambos os membros desta formação onde regista um elevado número de espécies para esta unidade (onde se encontra a jazida 2) correspondente a exemplares de trilobites, bivalves, braquiópodes, briozoários, asteroídes e crinóides. Mais alguns elementos faunísticos são acrescentados por Teixeira *et al.*, (1965), assim como Perdigão (1977). Algumas das espécies conhecidas são: trilobites tais como *Homalonotus (Digonus)* cf. *ornatus*, *Asteropyge (A.) laciniatus*, *A. (A.)* aff. *pectinatus*, *Phacops (P.)* cf. “*occitanicus*” entre outras (Teixeira, 1980); bivalves (*Pterinea (Cornellites) costata*, *P. (Cornellites) pailletiei*, *Pteronitella retroflexa*, *P. laevis*, *Leiopteria (Leiopteria) pseudo-laevis*, *Grammysia cingulata*, entre outros (Perdigão, 1977)); numerosos braquiópodes (*Schizoprora vulvaria*, *Stropheodonta (S.)* cf. *murchisoni*), *S. (S.)* cf. *piligera*, *Schuchertella septirecta*, *Anoplia theorassensis*, *Acrospirifer* cf. *roussai*, *Euryspirifer pellicoi*, *E. paradoxus*, *Brachyspirifer carinatus*, *Howellela mercuri*, *Delthyris dumontiana*, *Cyrtina utrimquesulcata* entre outros (Perdigão 1977). O mesmo autor inclui ainda *Tentaculites* aff. *irreguaris* juntamente com o asteroíde *Palaeaster* sp. (Carrington da Costa, 1931; Teixeira *et al.*, 1965), o coral tabulado *Pleurodictyum problematicum* e artigos de crinóides (Teixeira *et al.*, 1965). Andrade (1945) acrescentou diversas espécies de briozoários fenestelídeos (várias espécies do género *Fenestella*) e o acantoclacídeo *Ptilopora* sp.



Figura 5.4 – Aspeto geral da jazida 2 de Rates. [Fotografia do autor]

5.4.3. São Pedro da Cova



Figura 5.5 – Aspeto geral da jazida de São Pedro da Cova. [Fotografia do autor]

Os depósitos que aqui se encontram são uma extensão dos afloramentos de Laúndos-Rates e Guindões (norte de Valongo) e contactam de forma gradual com o Silúrico, correspondendo às últimas litologias de fácies marinhas depositadas na bacia que iria mais tarde originar o anticlinal de Valongo (e.g. Couto, 1993; Ferraz, 2004; Couto *et al.*, 2014).

Segundo Dias *et al.* (2013) ocorre uma transição gradual do Silúrico para o Devónico, geralmente mais fossilífero com o Lochkoviano e Pragiano a Emsiano representados (Lemos de Sousa, 1984).

Esta representado por duas formações: Formação de Telheiras e Formação de Ervedosa (Pereira, 1992). A Formação de Telheiras aflora no flanco inverso e encontra-se deformada pela Zona de Cisalhamento do Sulco Carbonífero Dúrico-Beirão sendo constituída por dois Membros: inferior e superior (Dias *et al.*, 2013).

O Membro Inferior é constituído por quartzitos em bancadas métricas, com estratificação gradada ou paralela e intercalações de filitos e grés negros-esbranquiçados onde se sobrepõem bancadas decimétricas a métricas de quartzitos maciços claros, metagrés argilosos micáceos, níveis de metarenitos e filitos escuros micáceos e no topo bancadas métricas de quartzitos e metagrés argilosos micáceos. A idade desta formação foi atribuída ao Lochkoviano através do estudo de restos de peixes, fragmentos de crinoides, trilobites e braquiópodes (Teixeira *et al.*, 1965). Uma caixa de falha de 10 metros de possança composta por brecha limonítica põe fim a esta sequência (Pereira, 1992).

O Membro Superior inicia-se com espessas bancadas de grés avermelhados, seguidos por níveis muito finos de xistos argilosos avermelhados, amarelos ou então cinzento-azulados (Dias *et al.*, 2013).

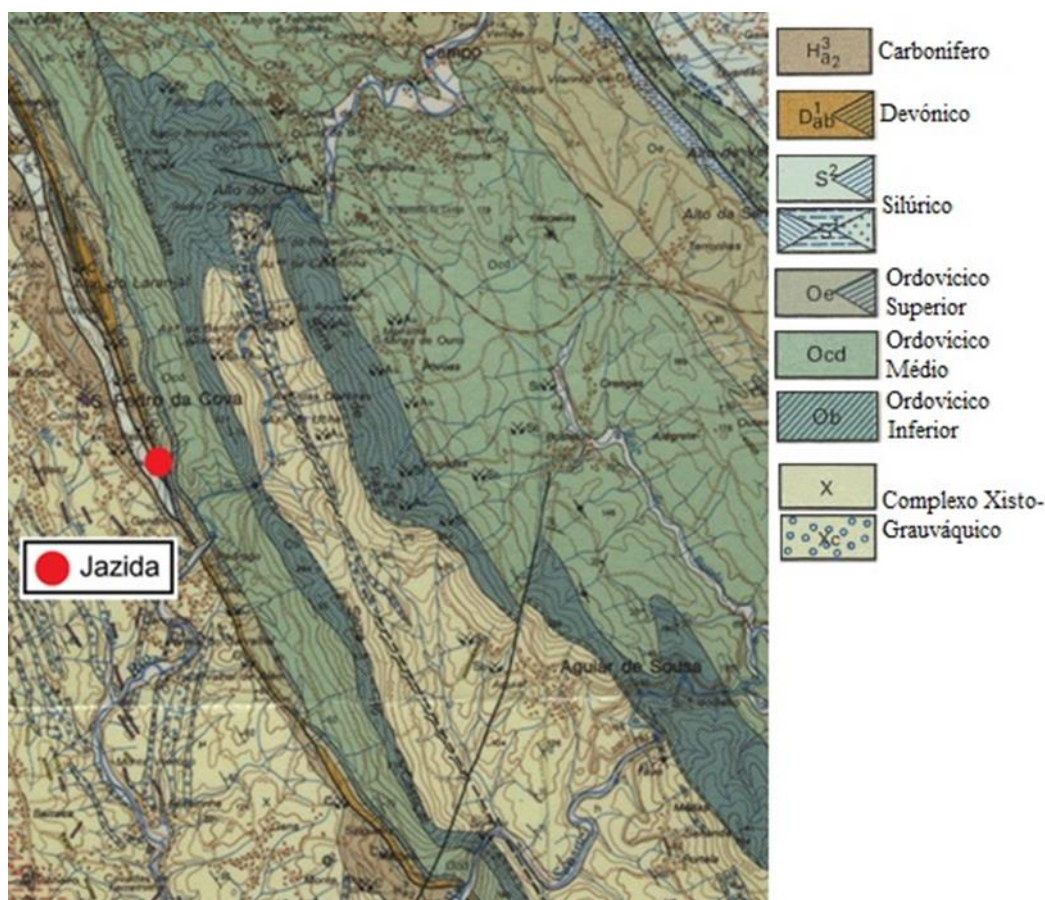


Figura 5.6 – Extrato da Folha 9-D Penafiel (Carrington da Costa & Teixeira, 1957) da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000 mostrando a localização da jazida de São Pedro da Cova no anticlinal de Valongo.

Esta unidade termina com uma brecha ferruginosa. A fauna descrita neste Membro permitiu atribuí-lo ao Devónico Inferior (Teixeira *et al.*, 1965).

A nordeste do anticlinal de Valongo surge a Formação de Sobrado (Dias *et al.*, 2013), também conhecida por Grauvaques de Sobrado (Delgado, 1908). A parte inferior desta Formação é composta por uma sequência de 300 metros de níveis gresoquartzíticos, alternâncias de psamitos e pelitos, grauvaques e alternâncias de psamitos e pelitos por vezes negros e tem vindo a ser atribuída ao Silúrico (Pereira *et al.*, 1992; Oliveira *et al.*, 2000 in Dias *et al.*, 2013).

As rochas do Devónico representam a fácies marinhas depositados no anticlinal de Valongo (Medeiros *et al.*, 1980; Couto, 1993).

5.4.4. Dornes

As litologias aqui presentes correspondem a um sinclinal aflorando a norte da aldeia de Dornes (na ponta da península), no corte de estrada Dornes-Vale de Serrão e ainda na Serra da Molhadinha e Serra da Faísca (Gouvernec *et al.*, 2008). Os afloramentos das serras não foram visitados neste estudo. O Devónico está por isso presente em ambas as margens da referida albufeira, fazendo fronteira a SE com um sistema de sinclinais de idade ordovícica a silúrica da região de Amêndoa (Teixeira & Thadeu, 1967). A geologia deste local tem sido estudada desde Delgado (1908). Esta sucessão apresenta uma orientação N-S e está dividida em duas Formações: Formação da Serra do Lução e Formação de Dornes (Cooper, 1980; Cooper *et al.*, 2000). A primeira é composta por alternâncias de arenitos, quartzitos, siltitos e xistos com cerca de 200 m de possança. Os arenitos apresentam estratificação cruzada, *ripple marks*, moldes de carga, estratificação lenticular do tipo *hummocky* e bioturbação (Cooper *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2000). A idade desta unidade foi considerada por Cooper (1980) e Cooper *et al.* (2000) como sendo do Ludlow e Pridoli (Silúrico Superior) a Pragiano Inferior (Devónico Inferior) com base em microfósseis do Ludlow e Pridoli e a ocorrência de microfósseis do Pragiano na Formação de Dornes. Espécimes colhidos por Oliveira *et al.* (2000) na parte superior da referida formação permitiram datar esta unidade como pertencendo ao Lochkoviano. A segunda é composta por 200 m de calcários intercalados com arenitos e lamitos. Cooper *et al.* (2000) dataram esta formação do Pragiano a partir de braquiópodes colhidos na Serra da Molhadinha (na parte média e superior da Formação), sendo que Oliveira *et al.* (2000) confirmou esta idade com a descoberta de crinóides e braquiópodes. Perdigão (1979) registou aqui uma grande variedade de espécies de braquiópodes.

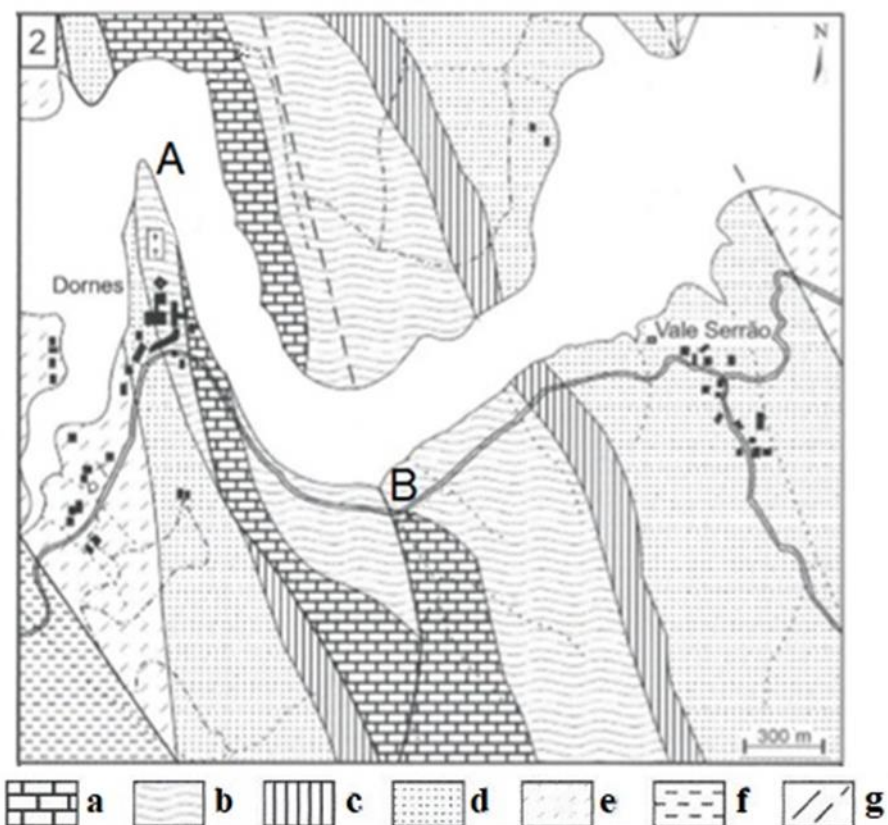


Figura 5.7 – Localização dos afloramentos observados em Dornes. A- Afloramento da Península de Dornes. B- Afloramento no corte de estrada Dornes-Vale Serrão. Ambos os afloramentos encontram-se na Formação Serra do Luação. a- Fm. de Dornes. b- Fm. Serra do Luação. c- Fm. Serra da Mendeira. d- Fm. Vale Serrão. e- Fm. Foz da Sertã. f- Ordovício e indiviso. g- Falhas. (Adaptado de Gouvernec *et al.*, 2008).



Figura 5.8 – Aspeto geral da jazida de Dornes. [Fotografia do autor]

Surgem também ostracodes, sendo esta uma fauna semelhante à de Laúndos-Rates e de Portalegre (Teixeira & Gonçalves, 1980). Gouvernnec *et al.* (2008) descrevem aqui uma série de formas bentónicas: várias espécies de braquiópodes (e.g. *Mclearnites* (*M.*) *lecaroensis*), corais tabulados (*Ligulodictyum ligulatum*), crinoides e ainda mioesporos associados. Gourvennec *et al.* (2010) estudaram também palinomorfos, tais como acritarcas, entre outros grupos, e faunas devónicas tais como braquiópodes, gastrópodes, briozoários, bivalves e tentaculites.

5.4.5. S. Julião – Portalegre

O Devónico nesta região está presente no núcleo do anticlinal de Portalegre, uma estrutura Varisca localizada no bordo meridional da Zona Centro-Ibérica (centro de Portugal) que se prolonga para território espanhol (Gouvernnec *et al.*, 2010) e apresenta litologias do Ordovícico ao Carbonífero (Schemm-Gregory & Piçarra, 2013). Os afloramentos devónicos encontram-se orientados na direção NW-SE, compondo o centro do Sinclinal de, abrangendo as regiões de S. Julião, Porto Espada, Aramenha e Serra de S. Mamede (Perdigão & Fernandes, 1976). O Devónico ocorre entre Lochkoviano a Givetiano com possibilidade da existência de Frasniano (Schemm-Gregory & Piçarra, 2013). Muitos outros autores, como por exemplo Perdigão (1967; 1972-73b; 1974) dedicaram-se posteriormente ao estudo desta unidade. As sequências devónicas desta região são mencionadas nas cartas geológicas à escala 1: 50000: 28-D (Fernandes *et al.*, 1973), 29-C (Perdigão & Fernandes, 1976) e 33-A (Gonçalves *et al.*, 1978). Segundo a folha 29-C (Perdigão & Fernandes, 1976) a sucessão é composta, da base para o topo, por uma associação de xistos argilosos e quartzitos (Lochkoviano), quartzitos e grés (Pragianos), xistos argilosos (Emsiano) e associações de xistos e calcários dolomíticos (Eifeliano). Os locais estudados estão localizados na Folha 33-A (Gonçalves *et al.*, 1978). A notícia explicativa da carta referida anteriormente expõe detalhadamente a estratigrafia desta região e nela é baseada a descrição litológica desta região. No flanco nordeste do sinclinal, na região do monte do Restolinho, próximo de Rabaça (junto à fronteira) regista-se a ocorrência de xistos argilosos, cinzentos, físseis, com numerosas intercalações de arenitos e quartzitos (geralmente ferruginosos) com domínio dos tons roxos. De ambos os lados da depressão localizada entre a estrada de Rabaça e o rio Xévoa surgem xistos intercalados com quartzitos e arenitos quartzíticos. Numa encosta a NE de Rabaça surge a faixa fossilífera mais importante, correspondendo, estes xistos fossilíferos, às rochas mais alteradas (Gonçalves *et al.*, 1978). No alto do Casquei ocorrem também litologias ricas com conteúdo paleontológico, compostos essencialmente por quartzitos negros muito ferruginosos. Entre a série de xistos ocorrem, na depressão referida acima ou no princípio da vertente, do lado da fronteira, existe uma banda de calcário dolomítico cinzento esbranquiçado que não corresponde a uma faixa contínua ao longo da unidade do Devónico, mas sim a lentículas alinhadas sempre na mesma

posição estratigráfica entre xistos aparentemente estéreis (na base da depressão) e os xistos com alternâncias de quartzitos com maior ou menor registo paleontológico. Registam-se ainda, a SE da aleia de São Julião, calcários sem fósseis. A SW do rio Xévorá volta a surgir a sequência xisto-arenítica-quartzítica com conteúdo fossilífero variável, até ao topo do Silúrico. Sucedem-se às litologias referidas atrás, camadas quartzíticas e arenitos muito fossilíferos (Lochkoviano) as quais Nery Delgado (1908) denominou “grés superiores de São Mamede”. O Lochkoviano está presente na vizinhança do vértice geodésico de São Mamede e próximo do vértice geodésico da Serra Fria (Perdigão & Fernandes, 1976) onde Delgado (1908) registou numerosos braquiópodes, trilobites, bivalves, crinoides e corais. Pruvost (1914) reviu, alguns destes fósseis. Acima destas unidades surgem xistos e grauvaques os quais o mesmo autor batizou de «Xistos de São Julião» com fósseis atribuíveis ao Devónico (Pragianos a Emsianos). A existência de Lochkoviano e Pragianos a Emsianos foi confirmado por Mellado & Thadeu (1947) através do estudo de diversas espécies de trilobites, onde verificaram a ocorrência de duas faunas distintas destes artrópodes paleozoicos (*Homalonotus* e *Asteropyge michaelini* do Lochkoviano e *Phacops* e *Asteropyge laciniatus* do Pragianos a Emsianos) (Gonçalves *et al.*, 1978). Em Escusa surgem calcários (na sua maioria dolomíticos) quimicamente e mineralogicamente homogéneos que foram inicialmente datados entre o Lochkoviano e o Pragianos a Emsianos, no entanto parecem ser, juntamente com os xistos associados, do Eifeliano (Gonçalves *et al.*, 1978). Em xistos argilosos, micáceos, de cor amarelada Perdigão (1967) registou uma variada fauna composta essencialmente por braquiópodes. O Lochkoviano, Pragianos e Emsianos foram confirmados por Perdigão (1974) através do estudo de amostras paleontológicas. Estes andares são constituídos por alternância de xistos, arenitos e quartzitos, sendo na generalidade fossilíferos. Estas litologias em conjunto com xistos e calcários pertencentes ao Eifeliano (referidos acima) formam a parte média do sinclinal (Gonçalves *et al.*, 1978). O Lochkoviano é semelhante ao Ludlow (Silúrico Superior) presente na região de Portalegre, apresentando no entanto restos de crinoides, claramente devónicos, em arenitos e quartzitos, alternantes com xistos (Gonçalves *et al.*, 1978). O Pragianos apresenta arenitos e quartzitos com tons cinzentos e acastanhados por vezes ferruginosos. O andar Emsiano é constituído por xistos com tons cinzentos a acastanhados por vezes micáceos e sub-luzentes (Gonçalves *et al.*, 1978). De acordo com Schemm-Gregory & Piçarra (2013) e Lopes *et al.* (2019) o levantamento mais recente desta região está a ser efetuado por Piçarra (coordenador) para a Carta Geológica de Portugal à escala 1:200 000 (Folha 6), ainda em preparação. Segundo Schemm-Gregory & Piçarra (2013) o estudo fornece novos dados para o Devónico: calcários dolomíticos que na região de Espanha foram datados do Carbonífero inferior por Rodríguez González *et al.* (2007) com recurso a conodontes. Posteriormente esta idade foi confirmada para o território português (próximo de S. Julião).

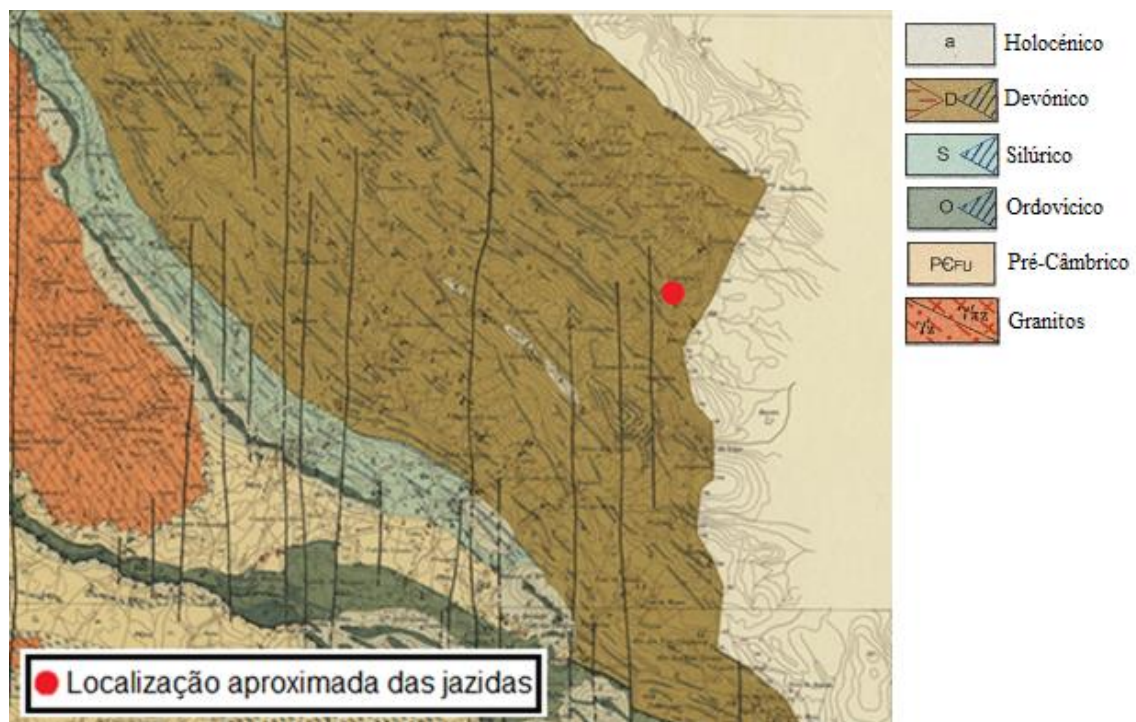


Figura 5.9 – Extrato da Folha 33-A Assumar (Gonçalves *et al.*, 1978) da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000 mostrando a localização aproximada das jazidas estudadas em Portalegre.

A fauna descoberta nesta região é muito variada e contém numerosos géneros de crinoides, braquiópodes (Gouvernnec *et al.*, 2010) e trilobites (Mellado & Thadeu, 1947)



Figura 5.10 – Aspeto de uma das jazidas de Portalegre. [Fotografia do autor]

6. Sistemática e taxonomia

6.1. Fauna descrita neste trabalho

Nos vários afloramentos estudados foram encontrados diversos grupos taxonómicos representados por invertebrados com afinidades tipicamente devónicas que contribuem para evidenciar um mar de águas pouco profundas e de águas límpidas. Segue-se uma breve descrição de cada um destes grupos, associada com a lista de taxa encontrados em cada uma das jazidas estudadas. Segue-se uma lista das espécies encontradas de acordo com as localidades estudadas e grupos.

Rates (jazida 1)

Brachiopoda

- *Levenea* (?) sp.
- *Howellella* sp.

Bivalvia

- Nuculoidea (?) indet.

Arthropoda

- Phyllocarida/ Eurypterida

Rates (Jazida 2)

Cnidaria

- Rugosa indet.
- Tabulata: *Pleurodictyum* n. sp. (com *Hicetes innexus* associado)

Briozoa:

- *Fenestella* (?) sp.

Brachiopoda

- *Cyrtina* sp.
- *Eodevonaria* (?) sp.
- *Iridistrophia* sp. (?) (*I.* cf. *eodevonaria*)
- *Hysterolites* (?) sp.
- *Parachonetes* (?) sp.
- *Parachonetes* cf. *verruili* (agora *Orthochonetes verneuili*)
- *Strophochonetes* (?) sp.
- Chonetida (?) indet.
- Chonetidae indet.
- *Megakozłowskiella* (?) sp.
- *Strophonella* (?) sp.
- *Schizophoria* (?) sp.

- *Schizophoria* aff. *strigosa*
- *Schizophoria* (?) sp. (*S.* aff. *parafragilis*)
- *Sieberella* (?) sp.
- Isorthidae indet.
- *Karpinskia* sp. (*K.* cf. *fedorovi*)
- Spiriferidae indet.

Tentaculitoidea

- Indeterminada

Crinoidea:

- *Botryocrinus* sp.
- *Pentacauliscus* sp., ou mais provavelmente *Pentagonostipes* sp.
- *Cyclocaudex* sp. ou *Calleocrinus* sp. ou outro

Arthropoda:

- Asteropygine indet.
- Phacopinae indet.

S. Pedro da Cova

Cnidaria

- Rugosa indet.
- Tabulata, Pleurodicyforme indet.

Briozoa

- Fenestelidae indet.

Brachiopoda

- *Plectodonta minor* (?)

Tentaculitoidea

- Indeterminada

Crinoidea

- *Tiaracrinus quadrifrons*

Arthropoda

- *Eocryphops* (?) sp.
- Phacopinae indet.
- Asteropygine indet.
- Phyllocarida/ Eurypterida (?)

Dornes

Cnidaria

- *Ligulodictyum* sp.

Briozoa

- Indeterminada

Brachiopoda

- *Howellella* sp.
- *Mesodouvillina* (?) sp.
- *Mesoleptostrophia* sp.
- *Hysterolites* (?) sp.
- cf. *Leptostrophella exlonata*
- *Schizophoria* (?) sp.
- *Arduspirifer* (?) sp.

Tentaculitoidea

- Indeterminada

Crinoidea

- Artículos indet.

Portalegre

Cnidaria

- Rugosa indet.
- *Crassicyclus* sp.
- *Kerforneidictyum kerfornei*

Brachiopoda

- *Iridistrophia* (?) sp.
- *Cymostrophia* (*Protocymostrophia*) (?) sp.
- Athyridinae indet.
- *Hysterolites* (?) sp.

Crinoidea

- *Botryocrinus* (?) sp.

Artrophoda

- Acastidae indet.

6.1.1. Cnidária

O Filo Cnidária engloba os corais, anêmonas-do-mar, alforrecas e hidróides e contém cerca de 9000 espécies, exclusivamente aquáticas, na sua maioria marinhas (Technau & Steele, 2011) que apresentam simetria radial (Jain, 2017). A principal característica deste filo é a presença de nematócitos ou seja células urticantes utilizadas para predação, defesa ou ainda para adesão (Holstein, 1981; Tardent & Holstein, 1982), que estão localizados nos tentáculos que rodeiam as suas bocas (Jain, 2017). Os cnidários podem ser divididos em dois grupos principais:

— Os Anthozoa que são sésseis (corais, anêmonas-do-mar e plumas-do-mar) e vivem sob forma de pólipos;

— Os Medusozoa que são vágéis (alforrecas, vespas-marinhas e hidras) e vivem sob forma de medusas (Technau & Steele, 2011).

A anatomia dos representantes deste filo consiste em duas camadas: a epiderme e a gastroderme que se encontram separadas pela mesoglea. A primeira camada assume as funções de neurónios, músculos e comunicação (El-Sorogy *et al.*, 2015). Os cnidários possuem uma única abertura que serve de boca e ânus, estando geralmente rodeada de tentáculos com nematócitos (Technau & Steele, 2011), estando conectado a um tubo digestivo que leva ao lúmen intestinal. Os resíduos resultantes da digestão são expelidos pela boca (El-Sorogy *et al.*, 2015).

Os cnidários (Fig. 6.1 e 6.2) recolhidos nas jazidas estudadas são todos pertencentes ao grupo dos Anthozoa e correspondem a corais rugosos e tabulados. Destes, os rugosos são os mais comuns. Estes corais, também conhecidos por Tetracoralários, são caracterizados por um esqueleto calcítico composto por septos de duas ordens, posicionados bilateralmente (Rozhnov, 2014). Esta característica é clara em certos taxa desta ordem, no entanto noutros é disfarçada pela proliferação dos septos, como por exemplo no género *Hexagonaria* (Clarkson, 1998). Muitos destes corais (incluindo todos os encontrados nas jazidas deste estudo) são solitários, existindo no entanto algumas formas coloniais (Moreira, 1994). Nestes últimos os pólipos exibem um contacto direto pela face externa da muralha, estando separados por meio de uma cenênquima (Moreira, 1994).

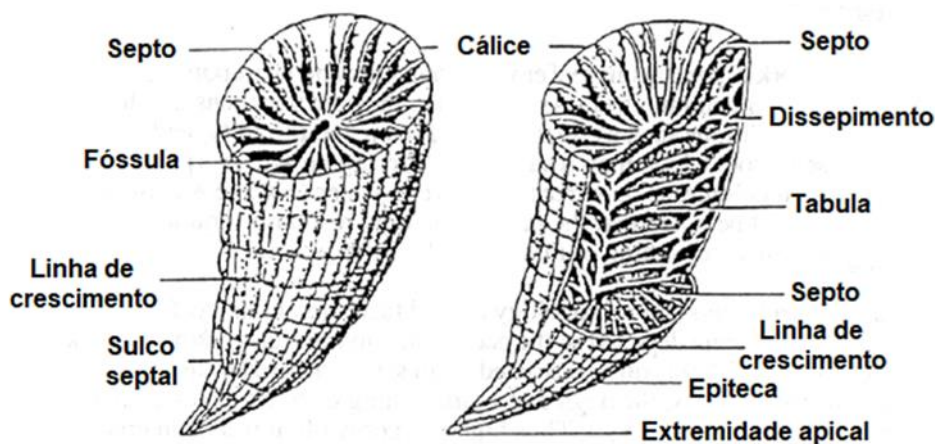


Figura 6.1 – Anatomia externa e interna de um típico coral rugoso (solitário) (adaptado de McRoberts, 1998).

Os taxa solitários apresentam uma particularidade que consiste na presença de uma fina camada calcária, conhecida como epiteca [bem desenvolvida e enrugada com forma concêntrica, daí o nome rugosa (Enay, 1990) que se estende desde a ponta da superfície distal, ou cálice, onde as partes esqueléticas que preenchem o interior do coralito que se encontram expostas (Clarkson,

1998). Segundo a mesma obra, os elementos verticais (septos e estruturas axiais) e horizontais (tabulas) fornecem uma base para a classificação dos corais rugosos.

Os septos são placas finas verticais inseridas num padrão biradial que se expande continuamente ao longo do desenvolvimento ontogénico. Os corais rugosos mais antigos datam do Ordovícico Médio e desapareceram no Pérmico Superior (Oliver & Coates, 1987). Em Portugal surgem com frequência alguns taxa de corais rugosos solitários em litologias devónicas (e.g. Carrington da Costa, 1931; Domingos *et al.*, 2020a). Em Odivelas (Zona de Ossa-Morena) registam-se recifes compostos por corais rugosos coloniais datados do Devónico Médio (e.g. Machado *et al.*, 2009). Nos locais intervencionados neste trabalho a grande maioria dos corais desta ordem descobertos em Rates, São Pedro da Cova e Portalegre são indeterminados quer devido ao seu tamanho (no caso de S. Pedro da Cova) quer na sua preservação. Em Dornes não foram registados corais deste grupo. É de referir a ocorrência, em Portalegre, de corais do género *Crassicyclus* sp. que correspondem ao primeiro registo da família Hadrophyllidae em Portugal. Esta família é conhecida em Espanha (e.g. Soto, 1978a; Soto, 1978b; Soto, 1983; Plusquellec, 2005).

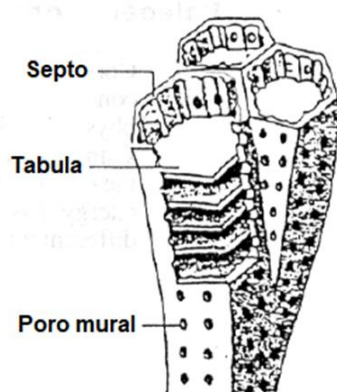


Figura 6.2 – Anatomia um típico coral tabulado (adaptado de McRoberts, 1998).

Os corais tabulados (Fig. 6.2), apesar de em menor número surgem também nos locais estudados. A ordem Tabulata consiste em corais exclusivamente paleozoicos. Estes eram todos coloniais e possuíam coralitos geralmente pequenos (Clarkson, 1998). O nome Tabulata é derivado dos pisos ou tabulas que dividem os seus tubos horizontalmente (Enay, 1990). Esta ordem apresenta poucos elementos estruturais (Clarkson, 1998). O seu esqueleto é um tubo simples com septos rudimentares e sempre em conjuntos de 12 (Enay, 1990). As colónias dos diversos taxa deste grupo apresentam os seus indivíduos conectados ou justapostos (nas famílias Heliolithidae, Favositidae, Syringophyllidae), organizados em cadeias (na família Halysitidae) ou conectados por estruturas tubulares (na família Auloporidae). As paredes dos coralitos são por vezes perfuradas e conectadas por tubos através de poros murais. Alguns destes corais foram responsáveis pela construção de recifes durante a Era paleozoica, no entanto também estavam

presentes em ambientes não recifais, mas muito calcários, preferindo águas calmas (Enay, 1990). Esta ordem com cerca de 280 géneros surgiu no Ordovícico e desapareceu do registo fóssil no Pérmico (El-Sorogy *et al.*, 2015).

A grande maioria dos corais tabulados descobertos nos locais estudados são identificáveis (exceto dois espécimes descobertos em S. Pedro da Cova). Estão presentes em quase todos os locais exceto na jazida 1 de Rates. Na jazida 2 de Rates foi identificado o género *Pleurodictyum*. Este táxon representado por vários indivíduos preservados sob forma de moldes internos, apresenta diferenças importantes em relação a outras espécies do género pelo que se decidiu atribuir estes espécimes a uma nova espécie. Em Dornes foi encontrado o género *Ligulodictyum* sp. que corresponde ao único coral tabulado conhecido nesta unidade devónica. Nos trabalhos de campo em Portalegre foram descobertos alguns exemplares de *Kerforneidictyum* pertencentes a espécie *K. kerfornei* (a espécie tipo). Este género é conhecido desde o Emsiano Superior ao Givetiano Inferior (comunicação pessoal com Yves Plusquellec), o que parece estar de acordo com as estimativas de idade mais recentes para estas unidades segundo Schemm-Gregory & Piçarra (2013). Em Espanha o género (representado por espécie diferente da aqui referida) surge no Eifeliano em Palência e Aragão (comunicação pessoal com Yves Plusquellec). Aqui é registada a primeira ocorrência deste género em Portugal. Ainda de Portalegre surge um espécime incompleto e mal conservado de coral tabulado que poderá corresponder ao género *Paracleistopora* ou a *Cleistodictyum*. Ambos não são conhecidos em Portugal. Abaixo apresenta-se uma lista com os *taxa* descobertos em cada jazida.

Rates (Jazida 2):

***Pleurodictyum* nov. sp.**

Filo: Cnidaria Hatschek, 1888

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1834

Ordem: Favositida Wedekind, 1937

Família: Micheliniiidae Waagen & Wenzel, 1886

Género: *Pleurodictyum*, Goldfuss, 1829

Espécie: *Pleurodictyum* nov. sp.

Diagnose do género: corallum ceróide pleurodictyforme. Forma circular ou ligeiramente lobado. Face proximal normalmente concava ou raramente plana ou ainda, excecionalmente, ligeiramente concava, ocupada no seu centro por um suporte de bioclastos. Faixas concêntricas de crescimento

geralmente cruzadas por sulcos mais ou menos radiais correspondentes às paredes de coralitos e sulcos de segunda ordem correspondentes a ondulações septais. Placa basal não perfurada. Face distal convexa com coralitos relativamente numerosos, cerca de cem no máximo para colônias grandes. Eucoralitos com base calicinal planicular ou protuberância axial, ornamentados com grânulos, às vezes com rugas septais afiadas, das quais uma ruga axial é frequentemente bem diferenciada. Coralitos intercalares, com base calicinal-punctiforme, frequentemente presentes. Parede fina, espinhosa, com grandes rugas septais e indistinta menor. Poros parietais (P2) numerosos, poros angulares (P1) raros. Os pisos vesiculares são poucos e facultativos. Brotamento lateral. Crescimento do tipo pleurodictóide. Microestrutura da parede da lamela com divergência distal, espinhos trabeculares. Presença extremamente frequente do icnofóssil *Hicetes innexus* (Plusquellec, 2007). Ver página 193, para descrição deste icnofóssil.

Descrição: quatro exemplares preservados sob forma de moldes internos e dois deles acompanhados pelos seus respectivos contramoldes. Face distal do corallum com forma aproximadamente circular com 33.5 a 49 mm de diâmetro e um máximo de 4 coralitos com forma mais ou menos hexagonal e alongada. Ligeiramente deformados e com superfícies oxidadas. Apesar disso é possível observar-se a textura da face dos coralitos que apresentam pequenos poros ao longo de uma superfície com pouca ou nenhuma ornamentação. Face proximal adornada com linhas de crescimento bem marcadas. *Hicetes* presente em todos os espécimes. Exemplares da espécie *Pleurodictyum problematicum* (espécie tipo) podem ser observados no Museo Geominero de Madrid.





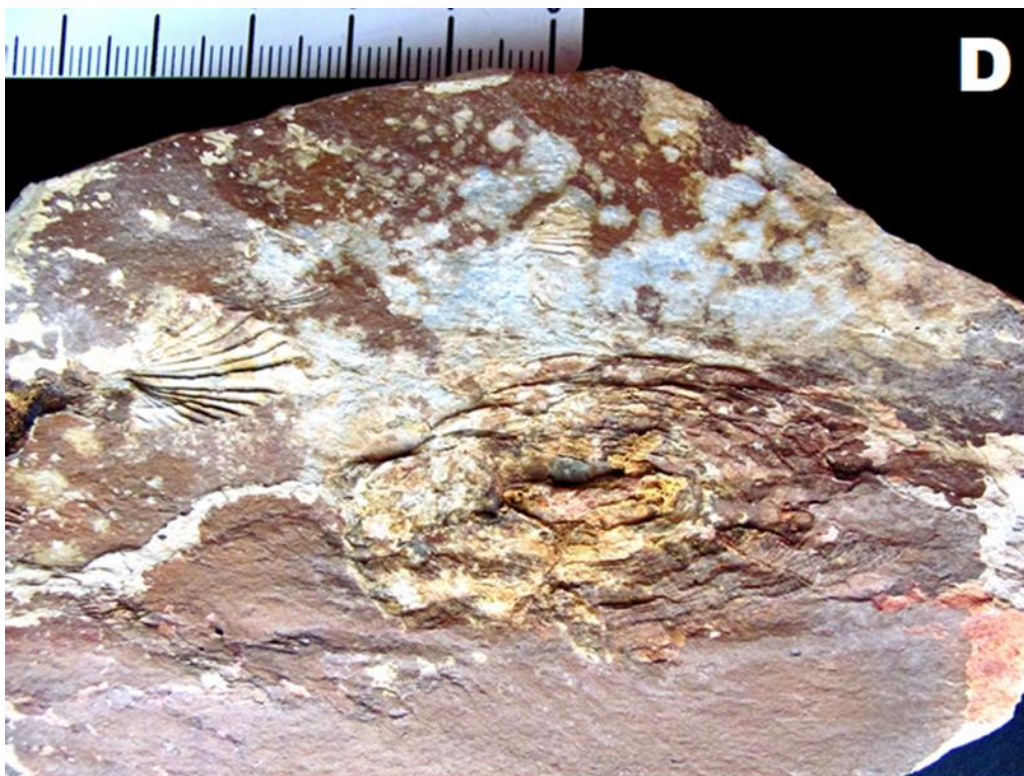


Figura 6.3 – Dois espécimes de *Pleurodictyum* nov. sp. A - Face distal do exemplar escolhido para holótipo da nova espécie. 1 - Pequeno coral tabulado não identificado associado ao *Pleurodictyum*. B- Face proximal do espécime A. 2 - *Hicetes* que estaria originalmente associado ao pequeno coral 1 da fotografia A. C - Face distal de um parátipo da mesma espécie com um braquiópode (*Cyrtina* sp.). D - Face proximal de C com molde externo do mesmo braquiópode.

Corais rugosos indeterminados

Filo: Cnidaria Hatschek, 1888

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1834

Ordem: Rugosa Milne Edwards & Haime, 1850

Família: Indeterminada

Gênero: Indeterminado

Espécie: Indeterminada

Descrição: dois exemplares deformados e em muito mau estado de conservação. Espécimes incompletos. Sulcos septais presentes e bem marcados. Corais rugosos solitários.



Figura 6.4 – Um dos espécimes de coral rugoso não identificado. Note-se o grau de deformação neste exemplar.

S. Pedro da Cova:

Corais tabulados indeterminados

Filo: Cnidaria Hatschek, 1888

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1834

Ordem: Favositida Wedekind, 1937

Família: Indeterminada

Género: Indeterminado

Espécie: Indeterminada

Descrição: dois exemplares preservados sob forma de moldes internos e sem molde externo. Corallum incompleto em ambos os espécimes e face proximal ausente o que impossibilita a classificação destes corais. Coralitos altos e apresentando poros. Crescimento em leque (oposto ao coral *Pleurodictyum*).

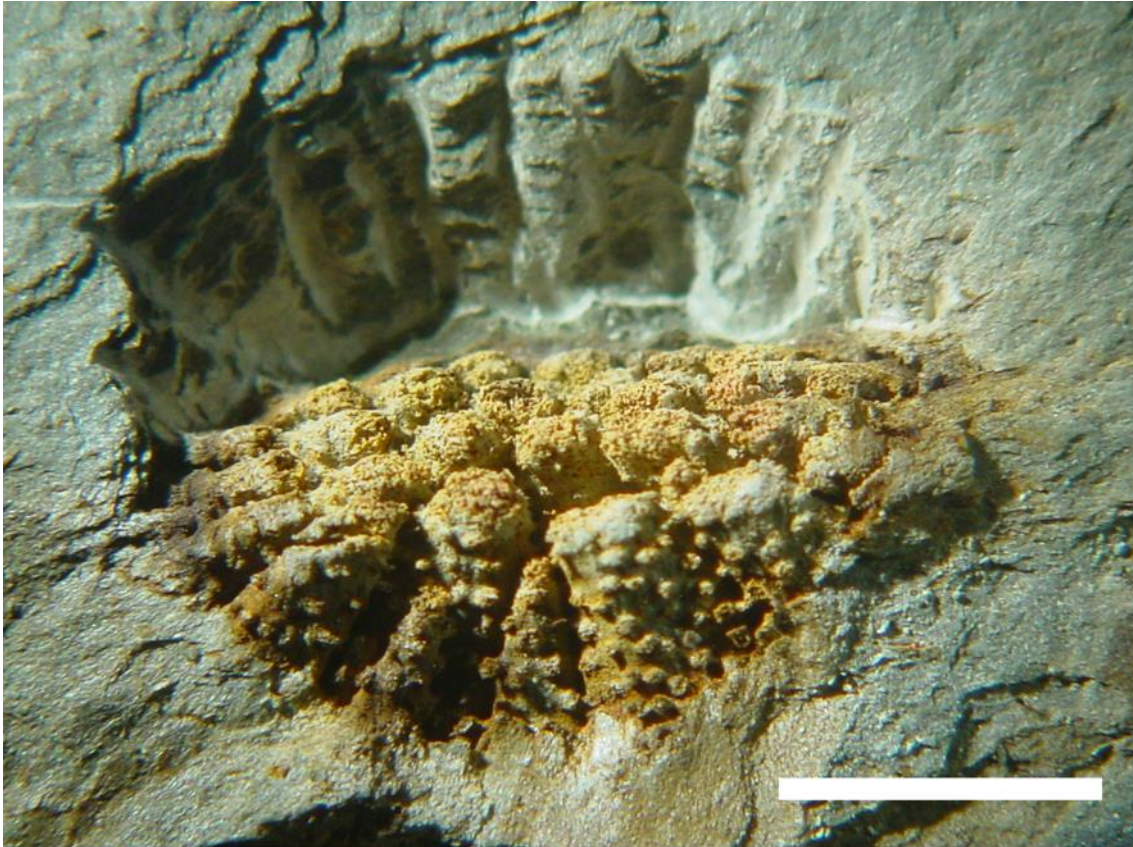


Figura 6.5 – O exemplar mais completo de coral tabulado indeterminado. Barra de escala: 5 mm.

Corais rugosos indeterminados

Filo: Cnidaria Hatschek, 1888

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1834

Ordem: Rugosa Milne Edwards & Haime, 1850

Família: Indeterminada

Gênero: Indeterminado

Espécie: Indeterminada

Descrição: numerosos exemplares de pequeno tamanho (com algumas exceções) preservados sob forma de moldes internos. Corallums com forma mais ou menos cilíndrica e cônica. Sulcos septais presentes e bem marcados. Corais solitários. Numerosos exemplares provenientes de Rates semelhantes aos figurados aqui podem ser observados no Museu de História Natural da Universidade do Porto.

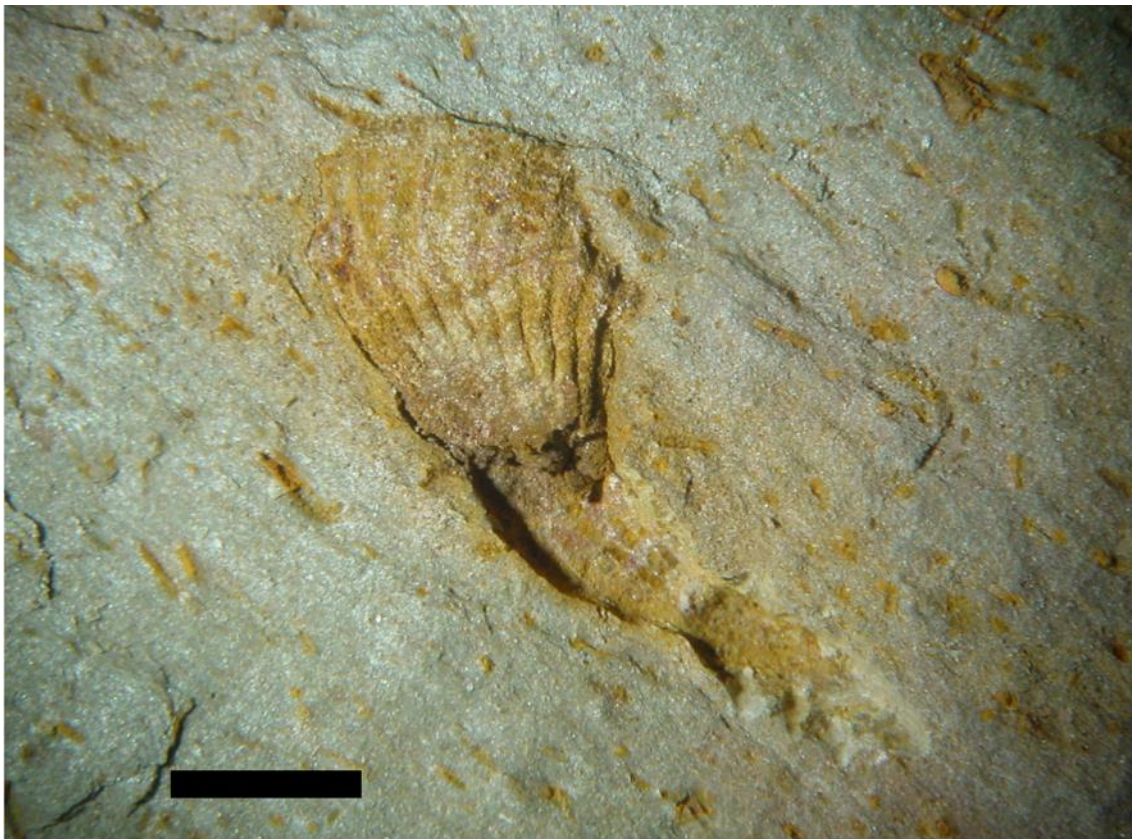
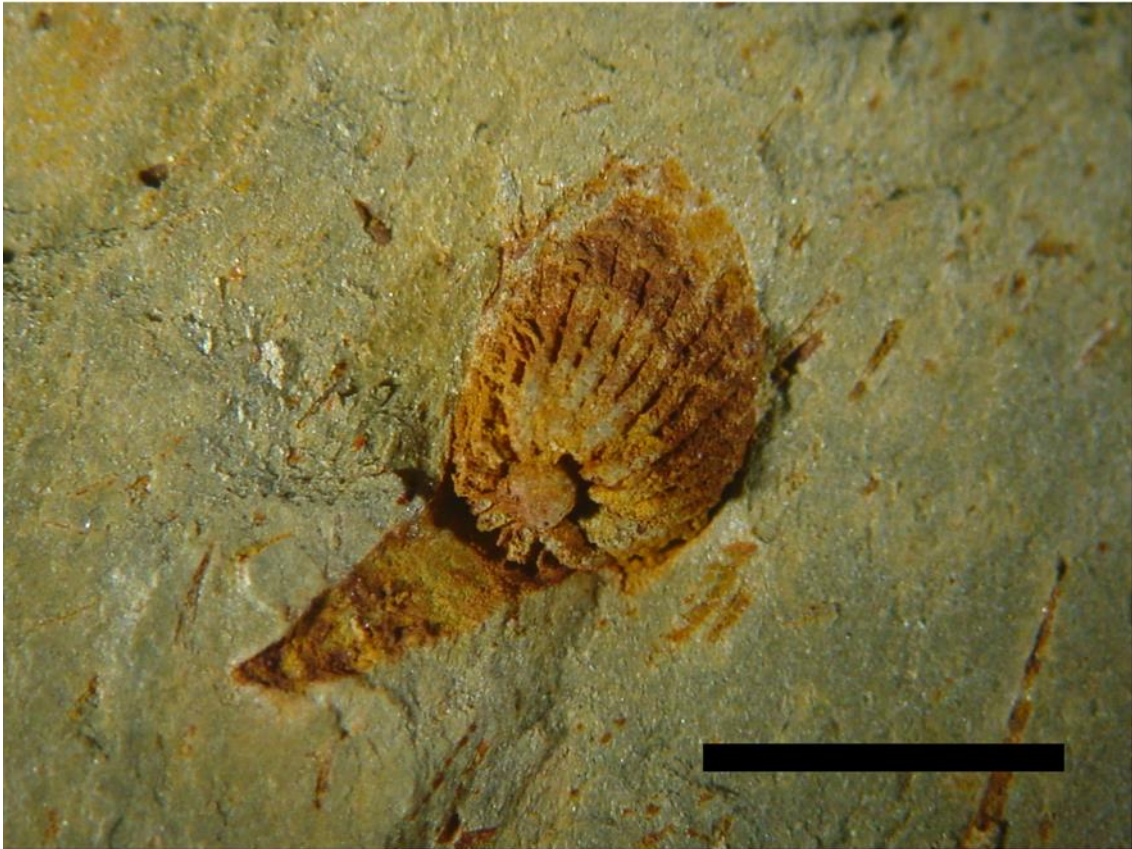




Figura 6.6 – Corais rugosos. Barras de escala correspondem a 5 mm, exceto o ultimo espécime que corresponde a 10 mm.

Dornes:

Ligulodictyum sp.

Filo: Cnidaria Hatschek, 1888

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1834

Ordem: Favositida Wedekind, 1937

Família: Cleistoporidae Easton, 1896

Gênero: *Ligulodictyum* Plusquellec, 1965

Espécie: Indeterminada

Diagnose: corallum ceróide pleurodictyforme com contorno circular ou muito ligeiramente lobado. Face proximal côncava, com linhas de crescimento concêntrica frequentemente cruzado por sulcos radiais ligeiramente marcados correspondentes aos limites dos coralitos. Suporte de bioclastos presente. Placa basal não perfurada, espessa, apresentando no ângulo inicial dos coralitos um sulco estreito e arqueado (lingueta dos moldes naturais) as vezes mais ou menos em forma de ferradura ou em casos muito raros semicircular, um tanto profunda na parte central, desprovida de pisos e qualquer outra estrutura, poucos espinhos nas paredes. Sulco bem desenvolvido em coralitos centrais, faltando geralmente em coralitos periféricos, excepcionalmente em todos (?) os coralitos. Eucoralitos frequentemente hexagonais, com base calicinal côncava ou convexa. Numerosos espinhos dispostos em ordem ou em fileiras radiais transpostas por linhas septais baixas. Sem linhas axiais diferenciadas. Parede baixa, espinhosa, com rugas septais pouco desenvolvidas. Numerosos poros parietais (P2). Poros angulares (P1) não identificados. Presença de pisos não reconhecida mas as vezes apresenta descontinuidades horizontais na placa basal. Coralitos intercalares ausentes. Brotamento lateral. Crescimento tipo pleurodictóide. Microestrutura da parede e placa basal variando entre dois polos opostos: 1) esqueleto totalmente fibroso, trabecular; 2) esqueleto composto por trabéculas e lamelas às vezes passando para microlaminados. *Hicetes* ausente ou extremamente raro (Plusquellec, 2007).

Descrição: um exemplar parcial e mal conservado preservado sob forma de molde interno e sem face proximal. Doze coralitos preservados. Corallum com forma circular (se estivesse completo). *Hicetes* ausente. Comparável com o exemplar descrito em Gouvernnec et al. (2008) na mesma localidade que este espécime.

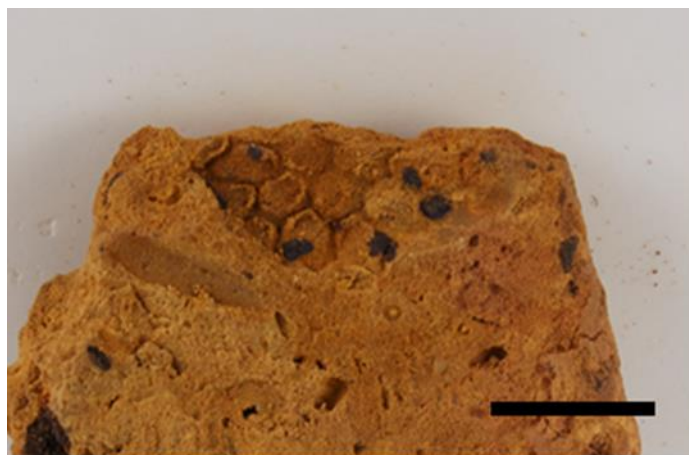


Figura 6.7 – Amostra contendo o único exemplar de *Ligulodictyum* encontrado. Apenas foi encontrada a face distal. Barra de escala corresponde a 1 cm.

Portalegre:

Corais rugosos indeterminados

Filo: Cnidaria Hatschek, 1888

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1834

Ordem: Rugosa Milne Edwards & Haime, 1850

Família: Indeterminada

Gênero: Indeterminado

Espécie: Indeterminada

Descrição: quatro exemplares preservados sob forma de molde interno. Três espécimes quase completos e um incompleto e deformado. Corallum em forma de leque e com sulcos septais presentes e bem marcados. Corais solitários.

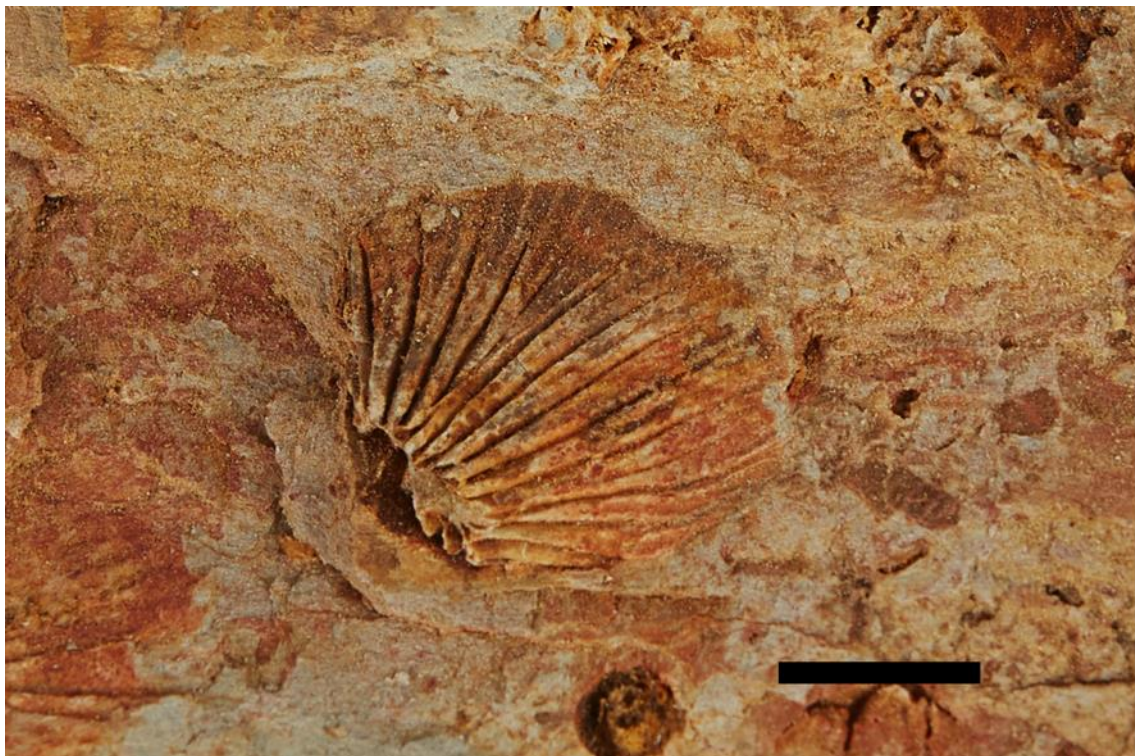




Figura 6.8 – Dois corais rugosos indeterminados. Barra de escala corresponde a 1 cm.

***Crassicyclus* sp.**

Filo: Cnidaria Hatschek, 1888

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1834

Ordem: Rugosa Milne Edwards & Haime, 1850

Família: Hadrophyllidae Nicholson, 1889

Gênero: *Crassicyclus* Soto, 1978

Espécie: Indeterminada

Diagnose: corallum discoidal. Face proximal plana com estrias e rugas concêntricas de crescimento provenientes de um ponto central. Face distal espessa e formada por lâminas septais altas rasgando o disco basal. Septos maiores grossos, contínuos e nodulosos com borda superior cortante ou espinhosa. Septos menores unidos aos seus correspondentes maiores e livres em raras ocasiões. Fóssula cardinal sempre distinta alojando um septo cardinal baixo e bem desenvolvido. Pseudofóssulas alares evidentes. Ausência de fóssula antípoda. O septo antípoda é ligeiramente mais alto que os outros septos maiores e encontra-se flanqueado por dois septos menores quase tão largos mas mais baixos e delgados. Septos apresentando uma clara simetria bilateral e reunidos por quadrantes. Perfil lateral semelhante a um solidéu eclesiástico. As lâminas septais altas, sobre

a face distal, apresentam um bordo externo vertical rodeando o disco central excecional (Soto, 1978a).

Descrição: nove espécimes preservados sob forma de moldes internos. Seis dos exemplares encontram-se representados apenas pela face distal, estando os restantes representados pelas faces proximal e distal. Corais rugosos solitários com forma circular. Septos preservados de forma parcial mas é possível observar-se em alguns espécimes os septos menores unidos a septos maiores como ocorre geralmente no género em questão. Septos formando uma simetria bilateral visível em grande parte dos espécimes. Face proximal exibindo linhas de crescimento, ainda que não sejam nítidas em todos os espécimes.

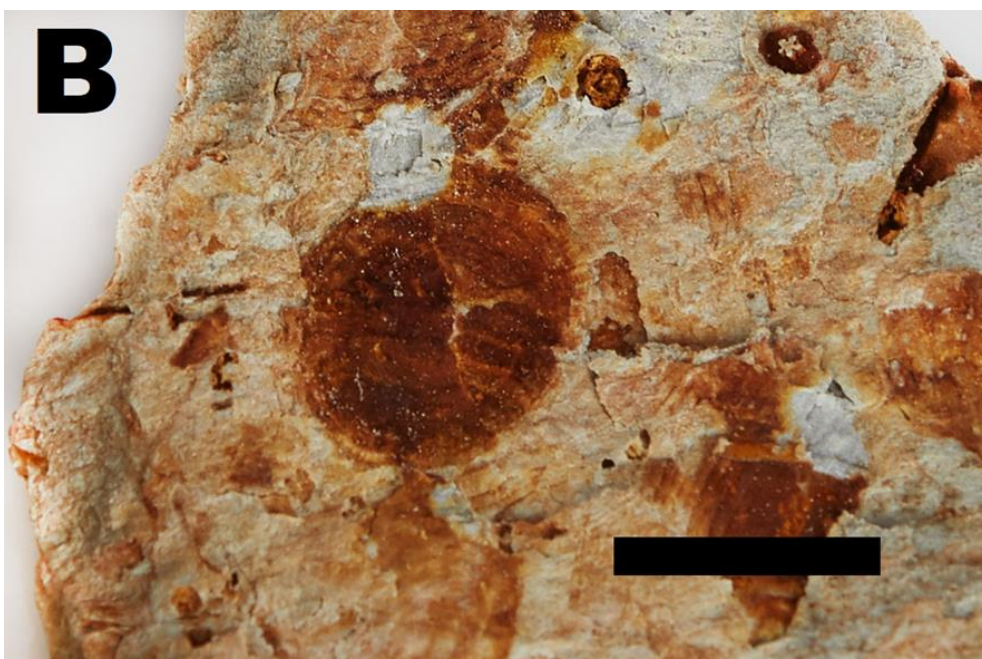






Figura 6.9 – Exemplos de *Crassicyclus* sp. A - Face Distal. B - Face proximal de A. C - Face distal. D - Face próxima de C. E - Exemplar apenas com a face distal presente. F- Outro exemplar representado apenas pela face distal. Barras de escala correspondem a 1 cm.

Kerforneidictyum kerfornei

Filo: Cnidaria Hatschek, 1888

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1834

Ordem: Favositida Wedekind, 1937

Família: Micheliniiidae Waagen & Wenzel, 1886

Gênero: *Kerforneidictyum* Lafuste & Plusquellec, 1976

Espécie: *Kerforneidictyum kerfornei* Collin, 1912

Diagnose: corallum ceróide ou mais raramente parcialmente facelóide, flabeliforme. Contorno ovalóide fortemente lobado. Face proximal ou externa em cone assimétrico, fortemente achatado e dividido em setores radiais correspondentes aos coralitos. Suporte de fixação ou por vezes suporte de bioclastos localizado de um lado da face externa. Parte livre da face externa com estrias de crescimento. Parede externa (equivalente à lâmina basal) não perfurada. Face distal pouco convexa. Baixo número de coralitos, frequentemente 5 a 7 eucoralitos (incluindo protocoralitos). Reduzido número de coralitos intercalares ou até mesmo ausentes. Eucoralitos com cálice ou tronco cônico, protuberâncias axiais raras. Parede fina e espinhosa. Rugas septais geralmente bem desenvolvidas, protorídeos linhas cardinais septais menores, geralmente proeminentes ausentes ou pouco visíveis. Poros murais presentes, numerosos (tipo P2 presente, tipo P1 não identificado). Pisos ausentes ou pouco desenvolvidos, incompletos ou vesicular, espessado ou não. Parte proximal de esqueleto geralmente maciço. Crescimento caracterizado primeiros coralitos.





Figura 6.10 – Nas páginas anteriores, espécimes de *Kerforneidictyum kerfornei*. A - Face distal. B - Face proximal. Note-se o *Hicetes* presente nessa mesma face. C - Face distal de um espécime sem face proximal.

Primeiro par de metacoralitos formando as duas bordas do leque. Microestrutura do muro do tipo lamelas paralelas à placa mediana. Espinhos trabeculares. *Hicetes* presente (Plusquellec, 2007).

Descrição: seis exemplares preservados sob forma de moldes internos, três deles praticamente completos e bem preservados. Espécimes com reduzido número de coralitos, Eucoralitos com cálice cônico. Rugas septais bem desenvolvidas e visíveis na maioria dos espécimes. Espécimes comparáveis com os espécimes de *K. keifornei* ilustrados em Lafuste & Plusquellec (1976) e Plusquellec (2007).

***Paracleistopora* sp. ou *Cleistodictyum* sp.**

Um exemplar incompleto e bastante mal preservado. Através de observações do trabalho de Plusquellec (2007) e através de comunicação pessoal com o mesmo autor colocamos a possibilidade deste espécime pertencer ao género *Paracleistopora* ou *Cleistodictyum* mas com grande grau de dúvida. A descoberta de novos exemplares em melhor estado poderão, no futuro ajudar a clarificar esta questão.

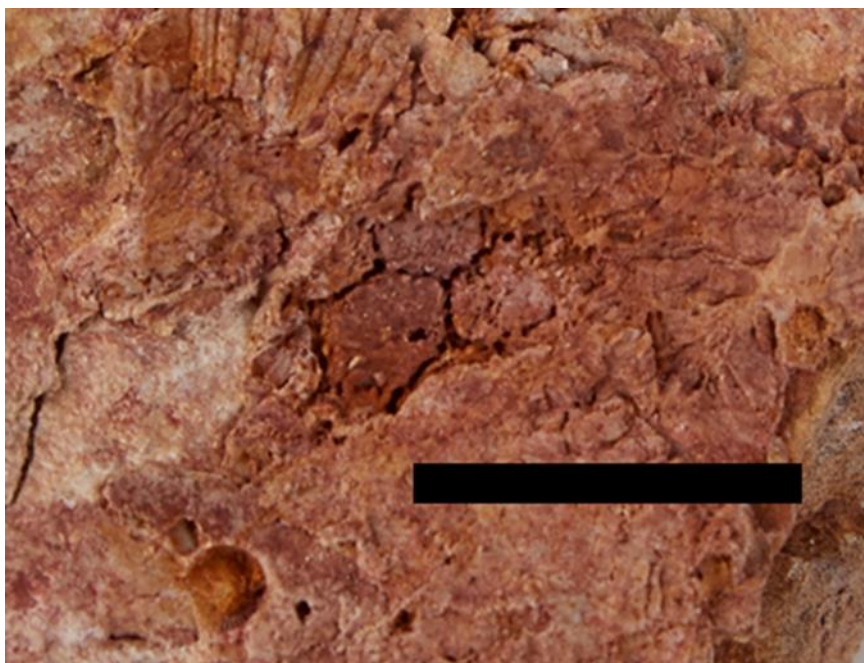


Figura 6.11 – Espécime de *Paracleistopora* ou *Cleistodictyum*. Barra de escala corresponde a 1 cm.

6.1.2. Bryozoa

Este Filo (Fig. 6.3) descrito por Ehrenberg (1831) (Galopim de Carvalho, 1971) é constituído por seres coloniais de dimensões reduzidas com semelhanças superficiais a corais apesar de não estarem relacionados com os cnidários (Moreira, 1994) e são também conhecidos por Polyzoa ou Ectoprocta (Brusca, 1980). Originalmente foram reunidos com os braquiópodes e alguns vermes no grupo Vermídeos (Moreira, 1994).

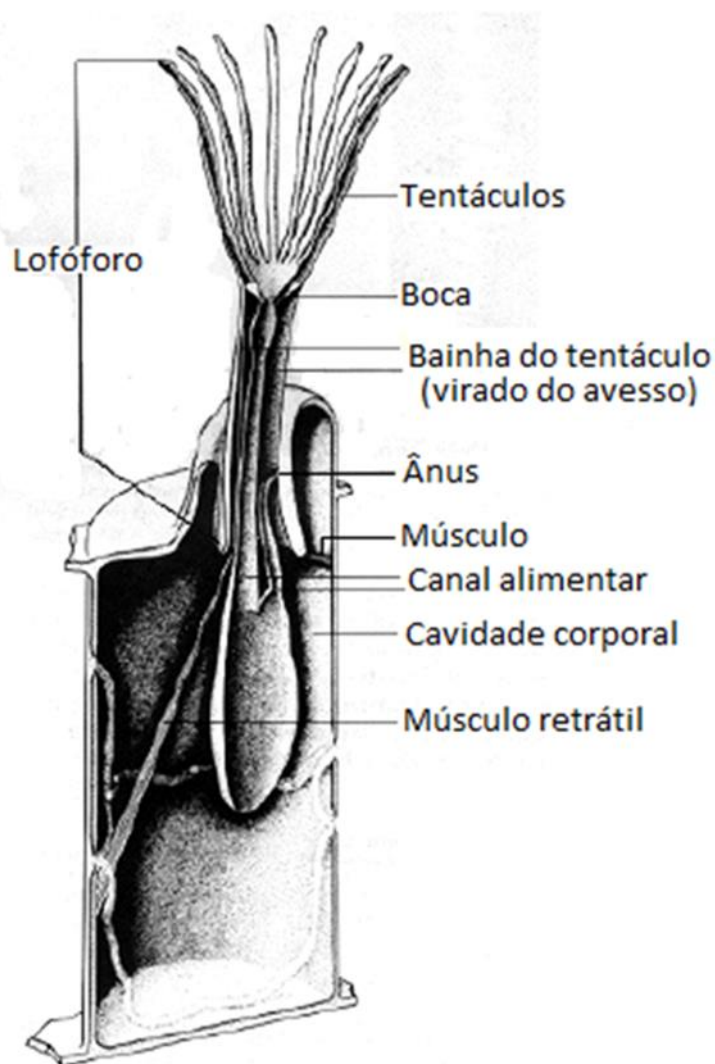


Figura 6.12 – Anatomia de um zoóide que compõem as colónias de briozoários (adaptado de Boardman *et al.*, 1987).

Este grupo surge no Ordovícico Inferior e chegaram até aos dias de hoje (Taylor *et al.*, 2013). Cerca de 3500 espécies viventes e cerca de 15 000 espécies fósseis são conhecidas até hoje pela ciência (Clarkson, 1998). A maioria destes organismos é sésil, embora alguns sejam vágéis, sendo na sua grande maioria marinhos e com um estilo de vida epifaunal, apresentam esqueletos compostos essencialmente por calcite ou orgânicos (El-Sorogy *et al.*, 2015). Os indivíduos que compõem as colónias são conhecidos como zoóides, podendo ir de apenas alguns indivíduos a

milhares que se encontram conectados entre si (Enay, 1990). Os zoóides habitam em cavidades chamadas zoécias e apresentam diversas formas, podendo ser por exemplo, cilíndricas, prismáticas, em forma de pequeno chifre, oval, entre outros (Moreira, 1994). Os indivíduos das colónias possuem uma forma cilíndrica, com um anel de tentáculos, lembrando pequenos pólipos de cnidários (Clarkson, 1998). Cada um deles é constituído por uma secção retráctil, lofóforo e seus tentáculos e um saco visceral também conhecido como cístidio (Enay, 1990). O mesmo autor acrescenta ainda que o cístidio é ocupado pela cavidade celômica rodeando um tubo digestivo em forma de “U” onde a camada mesenquimal ou funículo se encontra ligada o que conecta todos os zoóides. As colónias surgem com formas variadas, podendo ser incrustantes, eretas e até de vida livre (El-Sorogy *et al.*, 2015). Nas jazidas estudadas a vasta maioria dos briozoários recolhidos pertence a família Fenestelidae sendo a sua classificação mais específica impossível na maioria dos casos. Foram encontrados em Rates (jazida 2), S. Pedro da Cova e em Portalegre. Em Rates (jazida 2) surgem exemplares muito fragmentários que poderão talvez ser atribuídos ao género *Fenestella* (ou semelhante) com base na observação de espécimes deste género nas coleções da Universidade do Porto e no trabalho relativo a estes organismos da autoria de Montenegro de Andrade. As coleções dos museus do Instituto Técnico Superior e do Museo Geominero de Madrid possuem também briozoários da família Fenestelidae.

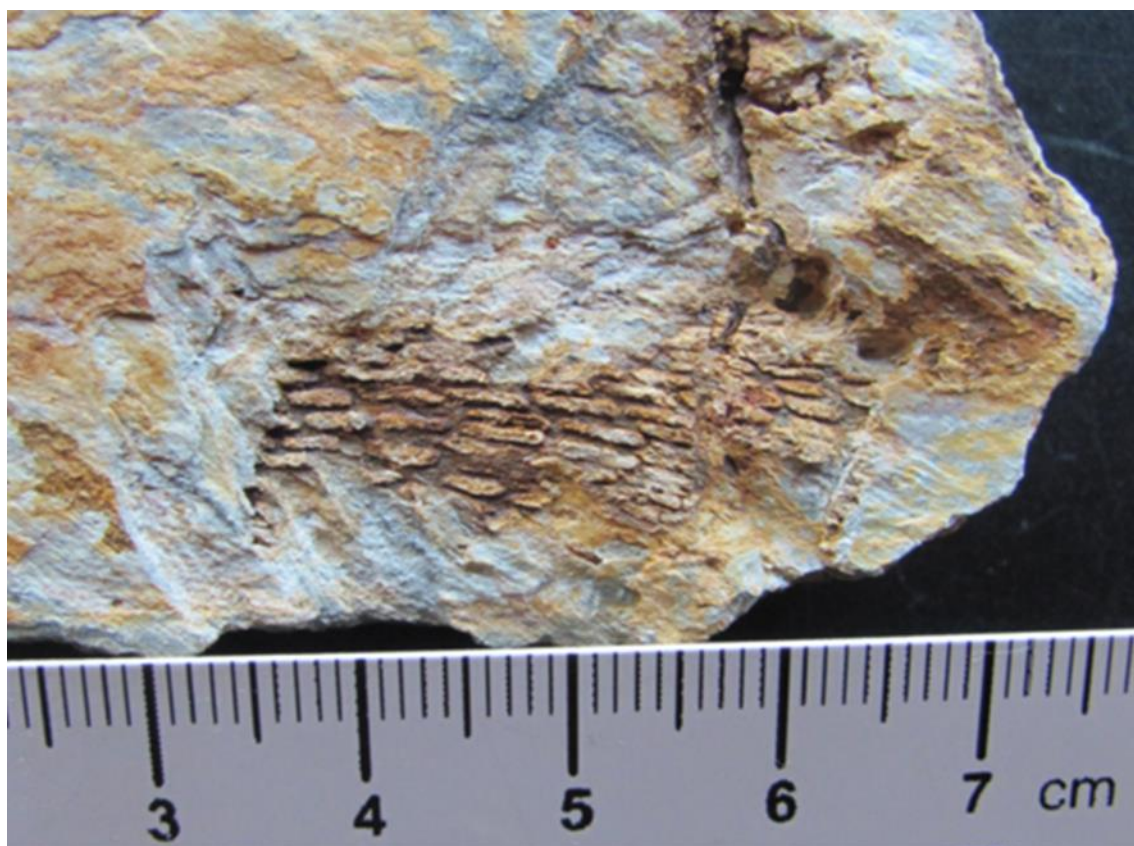


Figura 6.13 – Exemplo típico de um fragmento de briozoário fenestelídeo. Exemplar recolhido na jazida 2 de Rates. Os outros exemplares recolhidos correspondem em grande parte a fragmentos como este ou espécimes incompletos de tamanho diminuto e igualmente indeterminados.

6.1.3. Brachiopoda

O Filo Brachiopoda (Fig. 6.4) foi identificado pela primeira vez por Duméril (1806) e corresponde a organismos solitários, marinhos, ancorados ao substrato através de um pedúnculo carnudo, estando o seu corpo protegido por uma concha bivalve de composição orgânica e mineral variável (Moore, 1965).

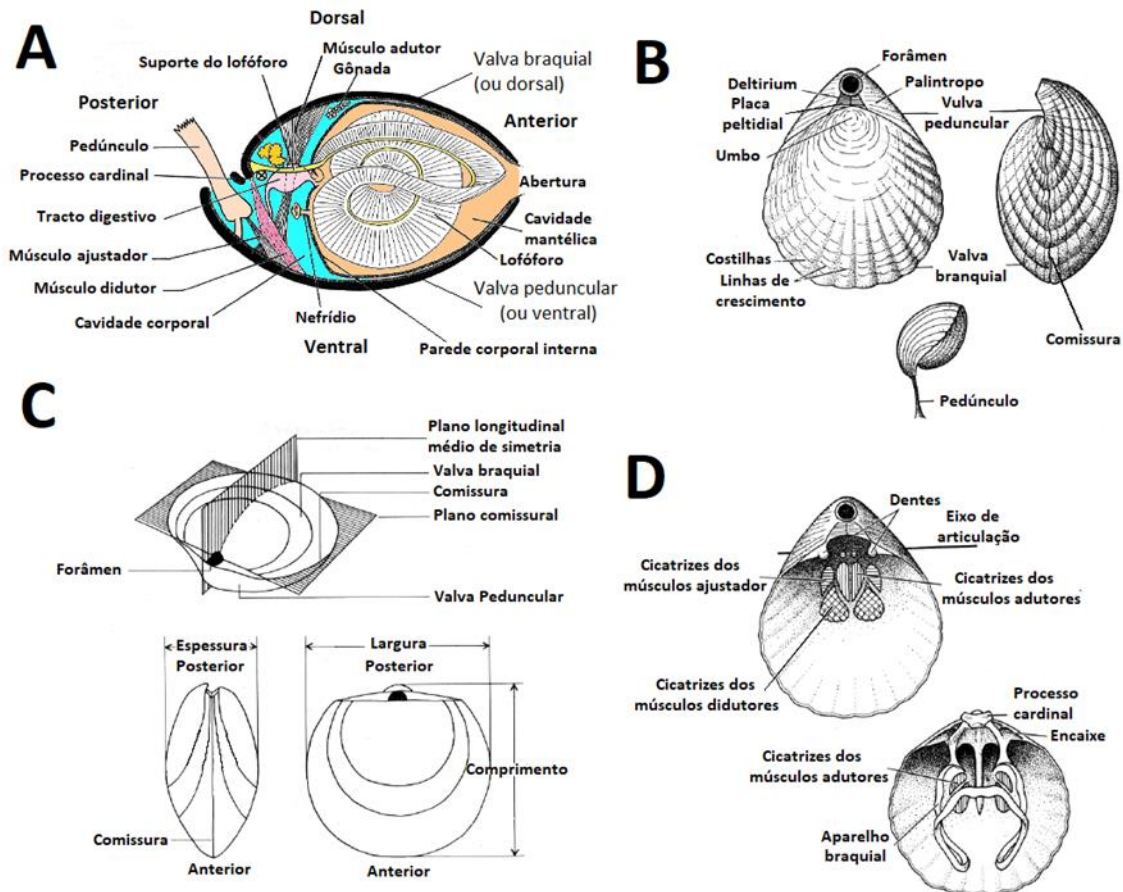


Figura 6.14 – Anatomia geral dos braquiópodes. A - Anatomia interna. B - Morfologia externa da concha. C - Simetria de um braquiópode. D - Morfologia interna da concha (braquiópode articulado). A, B e D adaptadas de Clarkson (1986), e C adaptada de Boardman *et al* (1987).

Estas estruturas (aparelho braquial) seriam usadas para deslocação [operando de forma semelhante ao pé de um molusco (Moore, 1965)]; no entanto sabe-se hoje que são aparatos de alimentação e respiração, servindo de suporte aos lofóforos (Moreira, 1994; Doherty, 2001). Este filo teve a sua origem no Câmbrio e a sua existência persiste pela atualidade, embora o número de espécies tenha entrado em declínio no Pérmico (Clarkson, 1998). Ainda seguindo a mesma bibliografia, os braquiópodes continuaram relativamente abundantes pela Era Mesozoica, chegando aos dias de hoje com uma abundância reduzida em relação aos seus números no passado. Atualmente existem apenas 300 espécies distribuídas por 120 géneros, enquanto no passado existiriam cerca de 30.000, sendo 900 durante o Devónico (Jain, 2017). São animais exclusivamente marinhos, geralmente sésseis e ocorrem de forma solitária ou em grupos com

preferência por substratos duros mas também podem ser encontrados em substratos móveis (Enay,1990). São sobretudo epibentônicos mas alguns podem ser endobentônicos (Enay,1990). As valvas da concha apresentam uma simetria bilateral, inequivalves entre si com uma enorme variedade de ornamentação externa, formato e dimensões (Moore, 1965). A borda posterior da concha corresponde ao umbo e pode ou não ser perfurada (Enay,1990). A linha de contacto (plano comissural) entre as duas valvas é normalmente simples, no entanto pode também apresentar dobras e/ou sulcos na borda frontal ou anterior. Segundo o mesmo autor encontra-se em ângulo reto com o plano de simetria do organismo e os lofóforos encontram-se localizados dentro do plano comissural. O forâmen (quando presente) está presente sempre na valva ventral ou pedicular que geralmente é mais pronunciada do que a valva dorsal ou braquial que contem as estruturas que suportam os lofóforos (Enay,1990). O forâmen corresponde a uma estrutura carnuda que serve para o animal se fixar ao substrato (Moreira, 1994). Esta estrutura pode ser sólida ou fibrosa em braquiópodes articulados ou ainda oco no caso dos inarticulados (El-Sorogy *et al.*, 2015). As valvas articulam-se entre si de diversas formas (Jain, 2017). A superfície interna da concha é coberta na sua totalidade pelo epitélio e é dividido na cavidade corporal (na parte posterior) e na cavidade mantélica (na parte anterior), separadas pela parede anterior do corpo (El-Sorogy *et al.*, 2015). Tratam-se de animais suspensívoros (Moreira, 1994) que possuem boca, seguida pelo esófago, estômago e posteriormente, intestinos (bloqueado nos braquiópodes articulados ou terminando no ânus nos braquiópodes inarticulados). Segundo Moreira (1994) a alimentação dá-se através um par de apêndices bucais ciliados (lofóforos) que é suportado por um esqueleto calcário interno, conhecido por aparelho braquial que apresentam três morfologias diferentes: os rinconelídeos apresentam a estruturas mais simples, surgindo da parte cardinal da valva dorsal dois pequenos apêndices cilíndricos, designados crura, unidos com duas placas calcárias de pequena dimensão que suportam a base dos apêndices. Já os spiriferídeos apresentam crura que está conectada a duas lâminas calcárias compridas, enrolados numa espiral cônica [conhecidas como espiralia (Clarkson,1998)] que apresentam uma função protetora para os apêndices bucais. Finalmente nos terebratulídeos, as peças formam uma estrutura em ramo duplo, comprida e curva, que se desenvolve a partir do processo cardinal e se entrelaça com as intermédias localizadas do outro lado da concha.

O Filo Brachiopoda divide-se em duas Classes, de acordo com a forma que as suas valvas se encontram articuladas: os inarticulados e articulados (Classe Inarticulata e Classe Articulata) (e.g. Enay,1990) cujas características distintivas já foram referidas acima durante a descrição do grupo em geral. Nos primeiros, as valvas estão articuladas somente pelos músculos inseridos em ambas as valvas e que as mantem unidas e controlam os seus movimentos (Moreira, 1994). As impressões destes na superfície interna das valvas surgem em grupos separados uns dos outros

(Moreira, 1994). Segundo a mesma bibliografia o segundo grupo articula as suas valvas através de dentes e possuem impressões musculares agrupadas.

Os braquiópodes surgem com frequência nas unidades devónicas de Portugal no entanto a sua classificação nem sempre é possível embora sejam bastante numerosos em grande parte das jazidas abordadas neste trabalho. Esta classificação contou com o apoio dos especialistas Tatiana Modzalevskaya e Ulrich Janse. Note-se que grande parte das classificações são duvidosas e novos estudos poderão alterar os *taxa* aqui mencionados. As faunas são apresentadas abaixo de norte para sul:

Rates (Jazida 1):

***Levenea* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, (1806)

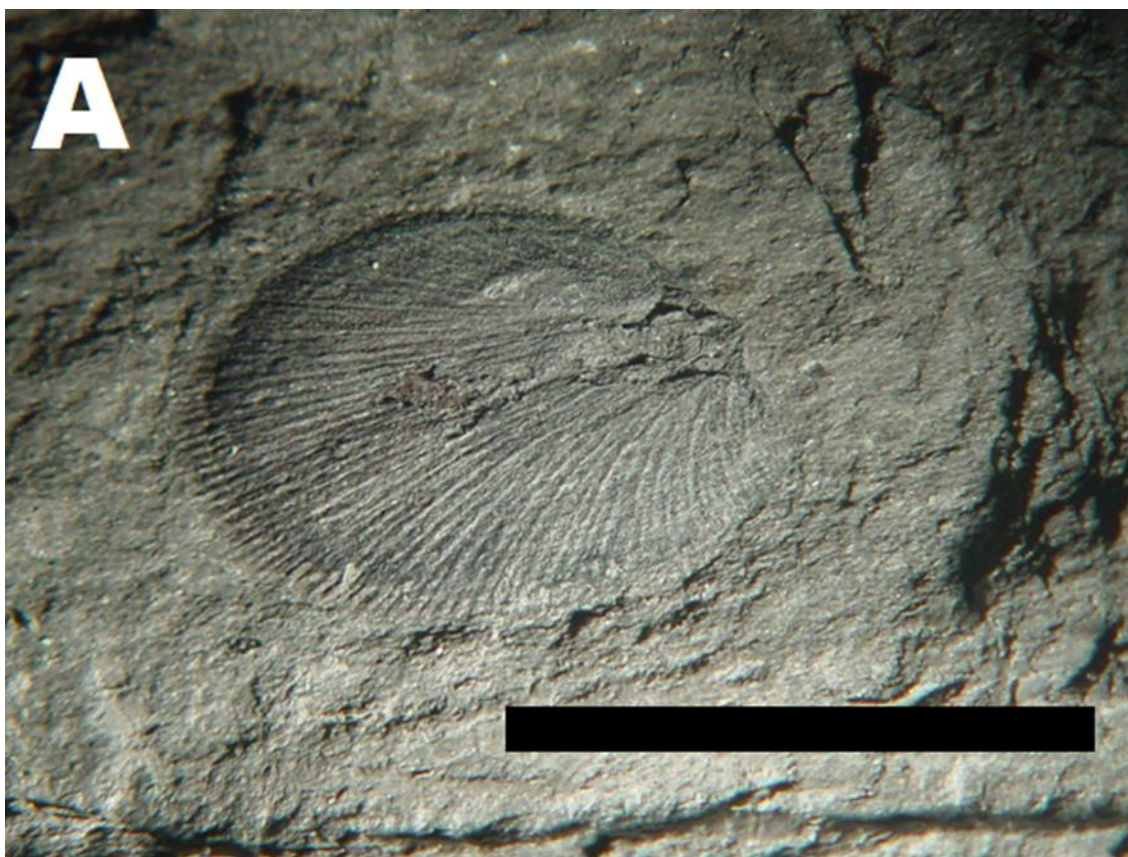
Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Orthida Schuchert & Cooper, 1932

Família: Dalmanellidae Schuchert, 1913

Género: *Levenea* Schuchert & Cooper, 1931

Espécie: Indeterminada



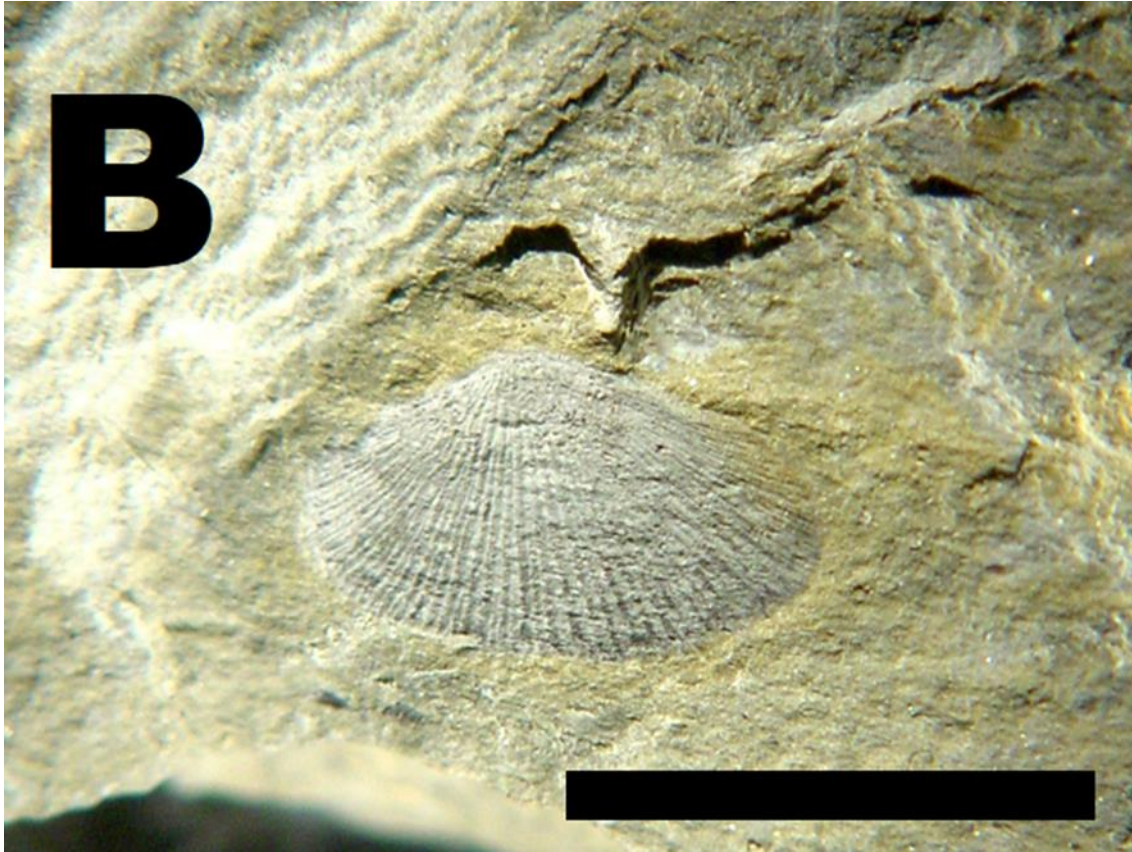


Figura 6.15 – Os dois exemplares de *Levenea* (?) sp. (A e B). Barra de escala correspondente a 50 mm.

Diagnose: concha com contorno subtriangular, linha da charneira mais estreita que a maior largura. Área ventral mais larga que a dorsal. Cavidade deltrial profunda da valva ventral, placas dentais espessa no interior formando uma fosseta. Cicatrizes do músculo dedutor impressas de forma profunda. Processo cardinal proeminente com mióforo lobado. Valva dorsal subcircular ou elíptica (Miller & Clark, 1975).

Descrição: dois exemplares preservados como moldes internos. Valva de braquiópode com formato subtriangular com finas costilhas presentes ao longo de toda a superfície. Concha de dimensões reduzidas. Devido a condição tafonómica não é possível identificar estes exemplares de forma certa.

Howellella sp.

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Spiriferida Waagen, 1883

Família: Delthyrididae Waagen, 1883

Gênero: *Howellella* Kozlowski, 1946

Espécie: Indeterminada

Diagnose: dimensões reduzidas, costilhas com pequenas protuberâncias lisas e curvas. Micro-ornamentação espinhosa. Lamelas apicais dorsais presentes na valva braquial. Campo muscular peduncular pouco marcado e normalmente não escavado (Miller & Clark, 1975).

Descrição: um espécime mal preservado e deformado, conservado sob forma de molde interno. De pequenas dimensões apresentando costilhas ao longo da concha. Existem espécimes deste género no Museu Geológico de Lisboa e no Museo Geominero de Madrid.

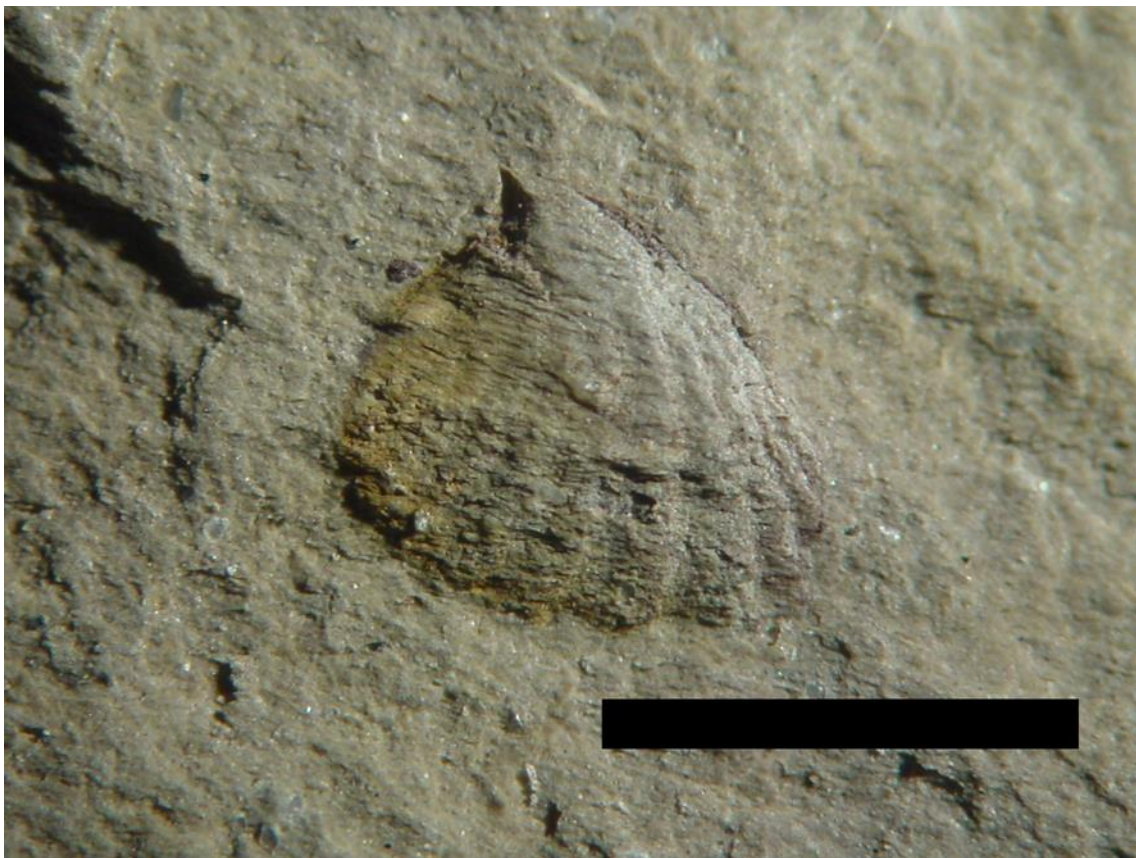


Figura 6.16 – Exemplar de *Howellella* sp. Barra de escala corresponde a 50 mm.

Rates (jazida 2):

Cyrtina sp.

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Spiriferinida Ivanova, 1972

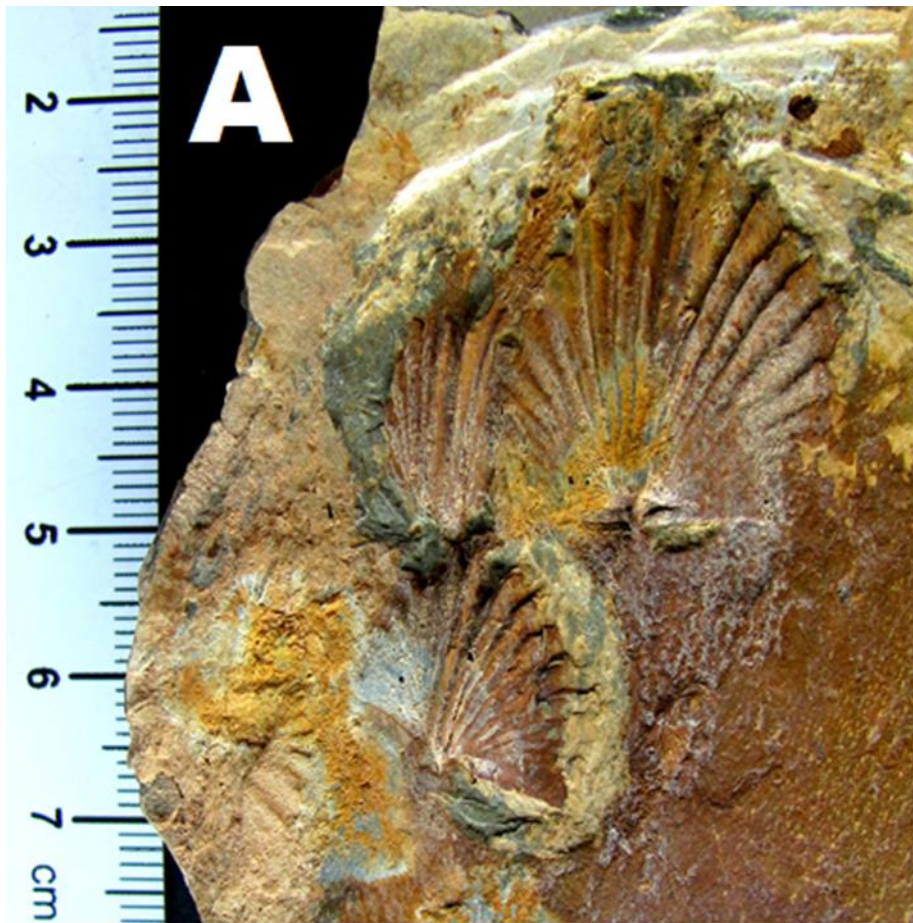
Família: Cyrtinidae Fredericks, 1912

Gênero: *Cyrtina* Davidson, 1858

Espécie: Indeterminada

Diagnose: concha de pequeno tamanho com contorno sernipirarnidal. Valva peduncular com área cardinal alta, vertical ou arqueada, que pode ser assimétrica por distorção ou crescimento lateral desigual, sendo dividida medialmente por um deltídio alongado-convexo, que pode ser perfurado em qualquer ponto abaixo do ápice, por um forâmen circular, direto ou oblíquo ou apresentar ausência de forâmen. Quando presente, o forâmen é acompanhado por um seio no deltídio, que se estende até o ápice da valva. Mesmo quando esse forâmen se encontra selado devido à deposição de matéria senil testácea um sulco foraminal pode permanecer (Hall & Clarke, 1894).

Descrição: cinco espécimes preservados sob forma de moldes internos, acompanhados seus respectivos contramoldes. Conchas de pequeno tamanho, quase tão compridas como largas e apresentando costilhas espessas.



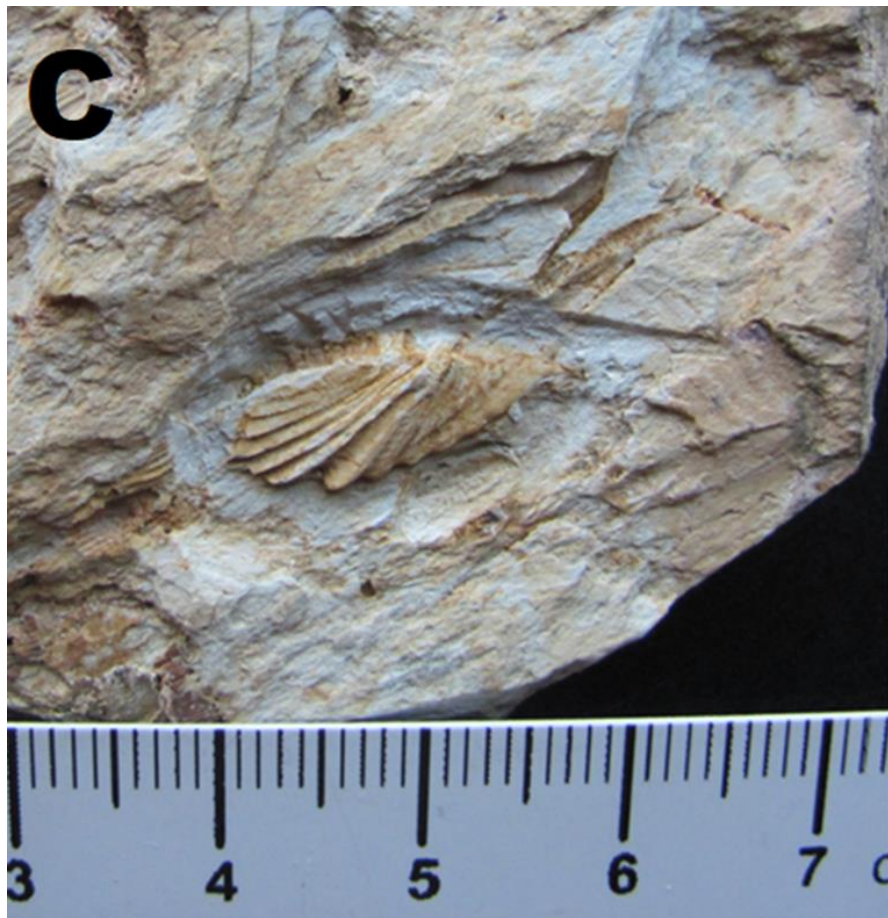


Figura 6.17 – *Cyrtina* sp. A - Placa com três valvas. B - Exemplar quase completo. C - Exemplar deformado.

***Eodevonaria* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Strophomenata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Productida Sarycheva & Sokolskaya, 1959

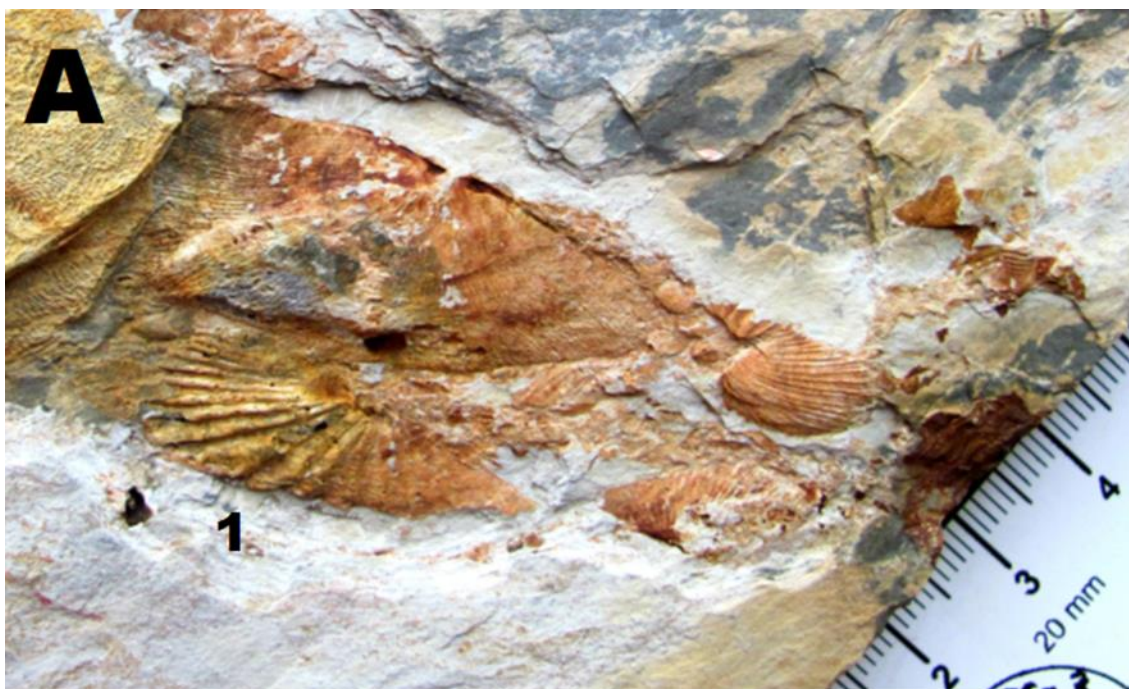
Família: Eodevonariidae Sokolskaja, 1960

Gênero: *Eodevonaria* Twenhofel, 1914

Espécie: Indeterminada

Diagnose: concha pequena a média, com perfil côncavo-convexo e contorno moderadamente transversal. Ornamentação radial capilar nas costilhas. Espinhos dispostos simetricamente. Cyrtomorfo curva lateralmente. Interárea ventral plana a muito pouco côncava, apsaclina. Processo cardinal curto, subtriangular em vista ventral. Pouco bilobada internamente; anderidia ligeiramente divergente anteriormente a 40° a 50°. Sulcos da crista interior a cerca de 130° a 145°. Septos acessórios restritos à parte anterior (Racheboeuf, 2000).

Descrição: dois exemplares conservados sob forma de moldes internos e parcialmente preservados. Ambos os espécimes encontram-se muito deformados. Finas costilhas adornam as conchas de ambos os espécimes. Espinhos não preservados em nenhum dos espécimes.



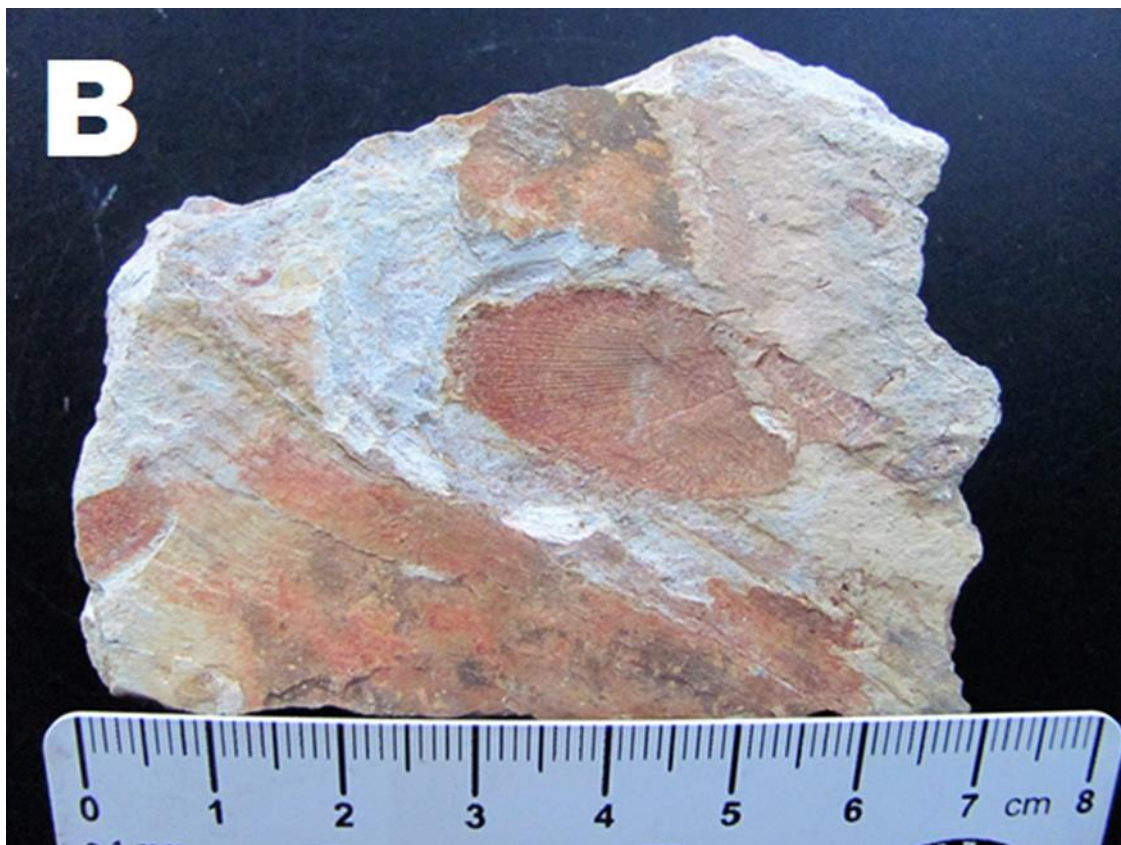


Figura 6.18 – Espécimes de *Eodevonaria* (?) A - Três exemplares associados. 1 - Exemplar de *Hysterolites* (?) associado. B - O segundo exemplar de *Eodevonaria* (?).

***Iridistrophia* sp. (?) (*I. cf. eodevonica*)**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Ordem: Orthotetida Waagen, 1884

Família: Chilidiopsidae Boucot, 1959

Gênero: *Iridistrophia* Halvíček, 1965

Espécie: *Iridistrophia eodevonica* Havlíček, 1967

Diagnose do gênero: grande tamanho, semioval, ressupinado. Parvicostilhas com fila nos intervalos. Pseudodeltidium convexo. Chilidium reduzido ou vestigial. Interárea dorsal rudimentar; placas dentárias longas, divergente; nó mediano basal entre lobos do processo cardinal bem desenvolvidos. Encaixe côncavo, cristas paralelas à linha de charneira. Cicatrizes musculares indistintas (Williams & Brunton, 2000).

Descrição: um espécime de grandes dimensões preservado sob forma de molde interno e com ligeira deformação. Costilhas presentes ao longo de toda a concha. Apresenta semelhanças com *I. eodevonica*.



Figura 6.19 – O único exemplar de *Iridistrophia* (?) sp. descoberto durante o trabalho de campo.

***Parachonetes* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Ordem: Productida Sarytcheva & Sokolskaya, 1959

Família: Strophochonetidae Muir-Wood, 1962

Gênero: *Parachonetes* Johnson, 1966

Espécie: Indeterminada

Diagnose: costilhas arredondadas e de baixo-relevo, com origem ao longo da linha de charneira em alguns espécimes. Cardinalia da valva braquial caracterizada por um par de lóbulos do processo cardinal posteriormente conjuntos que desenvolvem um mióforo externo quadrilobado e um alvéolo mais ou menos profundo. Septo médio dorsal está presente, exceto em espécimes pequenos (Johnson, 1966).

Descrição: três espécimes bastante deformados e preservados sob forma de moldes internos. Costilhas finas presentes ao longo de toda a concha. Forma alongada devido à sua deformação que impede uma identificação mais precisa. Ornamentação da concha semelhante aos espécimes do género *Parachonetes* descritos por Johnson (1966) e ainda de *P. lantenoisi* descritos em Racheboeuf & Thanh (2000).



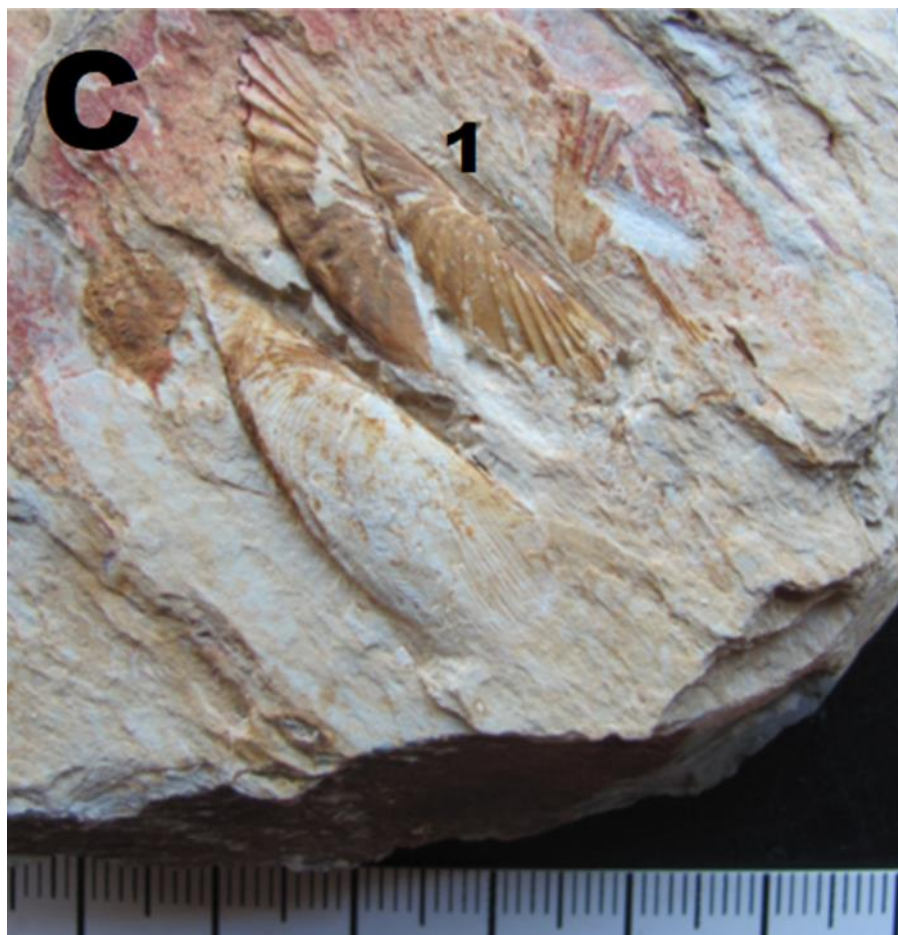


Figura 6.20 – Exemplares de *Parachonetes* (?) sp. A e B - Exemplares isolados. C - Exemplar acompanhado de dois espécimes de *Hysterolites* (?) sp. (identificados com 1).

***Parachonetes* cf. *vernruili* (agora *Orthochonetes verneuili*)**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Ordem: Productida Sarytcheva & Sokolskaya, 1959

Família: Strophochonetidae Muir-Wood, 1962

Gênero: *Orthochonetes* Johnson, 1966

Espécie: *Orthochonetes verneuili* Racheboeuf & Thanh, 2000

Diagnose: concha com arco marcado transversalmente, numerosos espinhos e ortomorfo perpendicular e simetricamente exibido. Costelas radiais relativamente estreitas, elevadas e com flancos verticais (Racheboeuf & Thanh, 2000).

Descrição: um espécime isolado, mal preservado e deformado. Costelas observáveis em algumas partes da concha. Espinhos não preservados.

Nota: espécie inicialmente atribuída ao género *Chonetes* (*C. verneuili*, Barrande 1879) e reclassificada mais tarde por Johnson (1966) quando erigiu o novo género *Parachonetes*. Mais tarde Racheboeuf & Thanh (2000) reconheceram esta espécie de *Parachonetes* como um género separado: *Orthochonetes*.



Figura 6.21 – O único exemplar encontrado de *Orthochonetes* cf. *verneuili*.

***Strophochonetes* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Strophomenata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Productida Sarycheva & Sokolskaya, 1959

Família: Strophochonetidae Muir-Wood, 1962

Género: *Strophochonetes* Muir-Wood, 1962

Espécie: Indeterminada.

Diagnose: concha pequena, plana a moderadamente côncavo-convexa. Costa mediana alargada e bem desenvolvida. Espinhos longos com ângulos altos dispostos simetricamente variando de cirtomórfico intraverso proximal a ortomórfico vertical distal. Processo cardinal fortemente bilobado internamente. Delimitado anteriormente pelo fosso do processo cardinal. Sem septo

mediano; anderídios longos, estreitos, anteriormente divergente a cerca de 60° e isolado na base da valva. Interior com sulcos curtos, finos, com dois sulcos arredondados quase paralelo à dobradiça (Racheboeuf, 1998).

Descrição: um exemplar preservado sob forma de molde interno e incompleto. Valva plana e de pequenas dimensões, apresentando finas costilhas. Ver estampas de Wright & Strusz (2004) para comparação com exemplares deste género mais bem conservados.



Figura 6.22 – Exemplar de *Strophochonetes* (?) sp. entre um fragmento do bivalve *Pterinea* sp. (1) e um espécime do braquiópode *Megakozłowskiella* (?) sp. (2).

Chonetidina (?) indet.

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Strophomenata Williams, 1996

Ordem: Productid, Sarytcheva & Sokolskaya, 1959

Subordem: Chonetidina Muir-Wood, 1962

Família: Indeterminada

Género: Indeterminado

Espécie: Indeterminada





Figura 6.23 – A, B e C - Espécimes atribuídos a Chonetidina indeterminados.

Diagnose: perfil concavoconvexo a planoconvexo, ressupinado em alguns. Espinhos tubulares, direcionados posteriormente ou apenas com aberturas espinhosas nas valvas ventrais posteriores apenas. Superfície da concha com costelas e costilhas radiais, ou suaves raramente lamelosa em alguns. Interáreas presentes. Articulação dentada ou linha de charneira denticulada. Processo cardinal bilobado, direcionado posteriormente, apoiado por um septo mediano ou delimitado anteriormente por orifício do processo cardinal. Septos acessórios em alguns. Anterídia presente, pouco a muito desenvolvida. Cristas braquiais ausentes ou pouco desenvolvidas (Racheboeuf, 2000).

Descrição: três espécimes preservados sob forma de moldes internos deformados e mal conservados. Exemplares com concha arredondada e apresentando finas costilhas.

***Megakozłowskiella* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Spiriferida Waagen, 1883

Família: Delthyrididae Waagen, 1883

Gênero: *Megakozłowskiella* Boucot, 1962

Espécie: Indeterminada

Diagnose: septo mediano na valva peduncular e processo cardial na valva braquial. Valva braquial muito convexa com uma grande largura, geralmente ao longo da linha de charneira, superior a 1 cm e até 4-5 cm (Koch II, 1986).

Descrição: dois espécimes em mau estado de preservação e bastante deformados, conservados sob forma de moldes internos. Exemplos com costelas grossas e ornamentadas com linhas de crescimento.

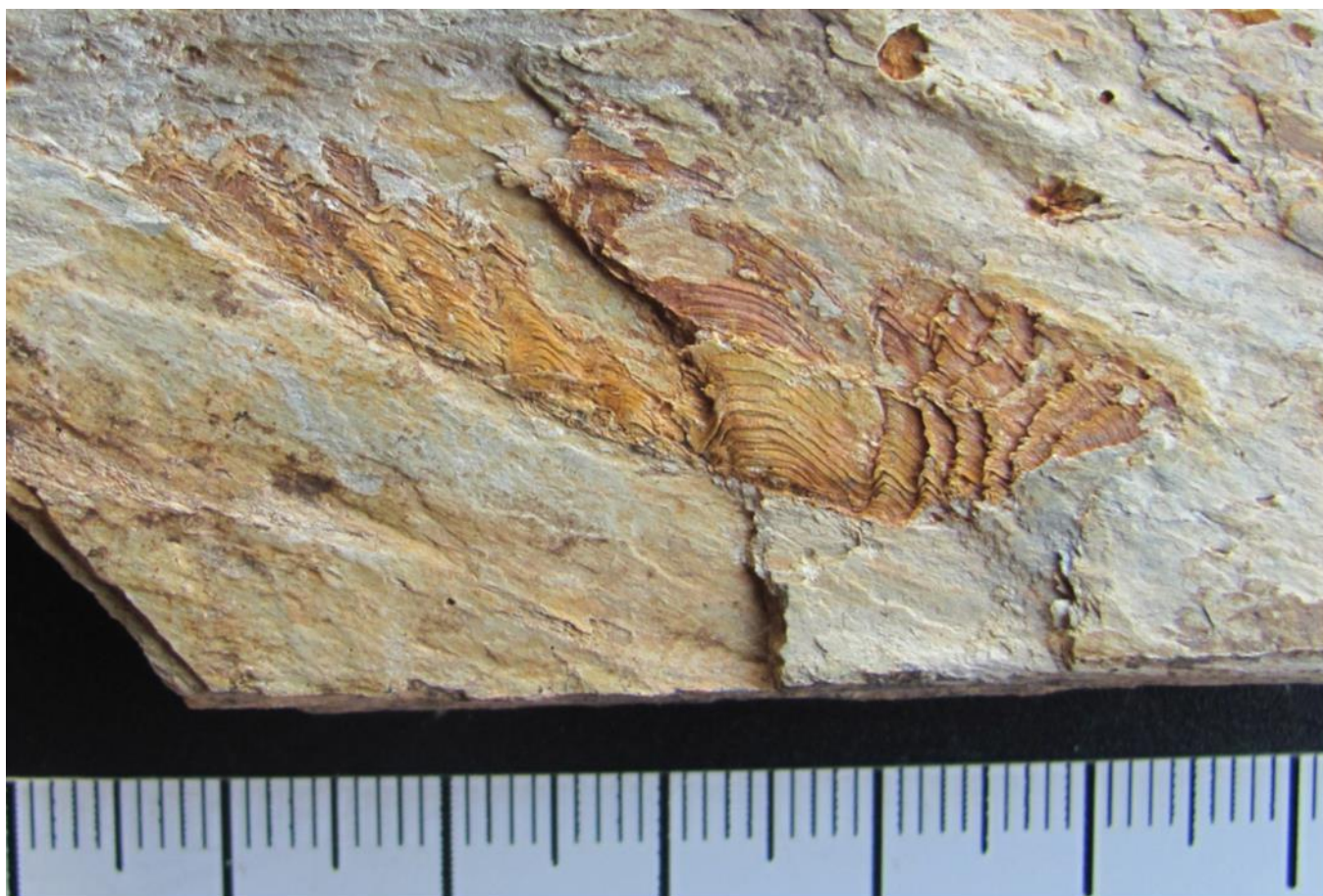


Figura 6.24 – Um dois exemplares de *Megakozłowskiella* (?) sp. O segundo espécime pode ser observado na figura 6.22, na página 129 marcado com (2).

***Strophonella* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Strophomenata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Strophomenida Opik, 1934

Família: Strophonellidae Caster, 1939

Gênero: *Strophonella* Hall, 1879

Espécie: Indeterminada

Diagnose: costilhas com ornamentação variada. Linha de dobradiça denticulada na maior parte da largura da valva. Sem placas dentárias. Campo muscular ventral subquadrado. Geralmente com sulcos delimitadores musculares bem desenvolvidos, exceto anteriormente no centro da válvula. Processo cardinal com lóbulos curtos, dilatados, dirigido postero-ventralmente. Campo muscular dorsal pouco impresso (Cocks & Jia-Yu, 2000).

Descrição: dois exemplares preservados como moldes e deformados. Conchas com costilhas finas e numerosas ao longo da concha. Linha de charneira preservada.

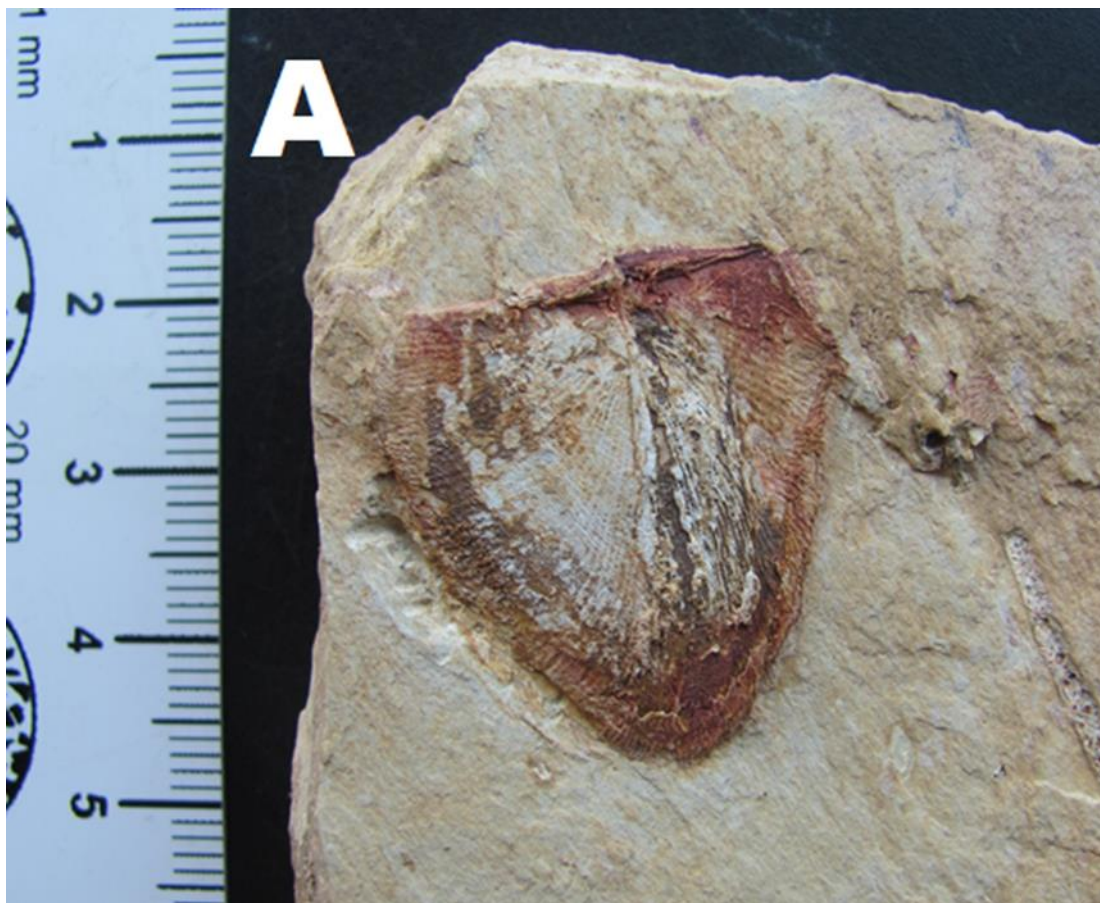




Figura 6.25 – Os dois exemplares de *Strophonella* sp. (A e B).

***Schizophoria* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Orthida Schuchert & Cooper, 1932

Família: Schizophoriidae Schuchert & LeVene, 1929

Gênero: *Schizophoria* King, 1850

Espécie: Indeterminada

Diagnose: forma geralmente retangular ou elíptica ventribiconvexa a biconvexa a dorsibiconvexa, a válvula braquial geralmente mais profunda. Dobradiça reta e submegatirídea. Comissura anterior variando de margem reta a uniplicado, unisulcate, sulcificado, biplicado. Costelas presentes. Válvula pedicular com campo muscular didutor divergente ou subparalelo separado por septo mediano representando o campo muscular adutor. Par de seios palentiais subparalelos, originando-se na parte anterior do campo muscular. Interior da válvula braquial com braquióforos divergentes suportados por placas de braquióforo divergentes ou curvas. Campo muscular adutor quadripartido, com um par de septos oblíquos que separam os campos musculares adutores anteriores e posteriores. Frequentemente com septo adicional separando cada

cicatriz adutora posterior em duas partes digitadas. Quatro ou seis seios paleais subparalelos originários do campo muscular (Pocock, 1965).

Descrição: um espécime isolado. Extremamente mal preservado, sendo possível ver, numa parte da concha, as costilhas. É por isso atribuído a este género com um elevado grau de dúvida. Exemplares de várias espécies deste género foram observadas nos museus Geológico de Lisboa e Geominero de Madrid.



Figura 6.26 – Exemplar de *Schizophoria* (?) sp. Note-se o seu mau estado de conservação.

Schizophoria aff. strigosa

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Orthida Schuchert & Cooper, 1932

Família: Schizophoriidae Schuchert & Le Vene, 1929

Género: *Schizophoria*, King, 1850

Espécie: *Schizophoria strigosa* Sowerby, 1842

Diagnose: molde interno médio a grande, de forma quadrada ou elíptica. Campo muscular pedicular moderadamente longo, flabelado, fortemente entalhado e dividido por septo redondo moderadamente estreito ou largo. Campo do músculo braquial incisado, quadrado arredondado, delimitado posteriormente por braquióforo moderadamente fino e placas braquióforas. Marcações foliculares longas desenvolvidas na preferia da concha (Pocock, 1965).

Descrição: três espécimes preservados sob forma de moldes internos. Espécimes com forma geral elíptica, sendo os dois espécimes maiores mais compridos que largos. Espécime A (na figura 6.28) representado por uma valva peduncular exibindo o respetivo campo muscular (adutor- didutor) longo, ocupando grande porção da parte central da concha. Septum mediano originando-se próximo ao ponto da cavidade deltirial, estreito, sub-circunflexo, alargando-se ligeiramente anteriormente. Cicatrizes do músculo pedicular não evidentes. Marcações foliculares curtas e desenvolvidas ao longo da borda da concha (em todos os exemplares). Um segundo exemplar de grandes dimensões (B na figura 6.28) surge incompleto, faltando a cavidade deltirial. Exemplar menor correspondente a uma valva braquial com as costelas marcadas sob toda a superfície da concha. Processo cardinal bem marcado. Concha quase tão comprida como larga.

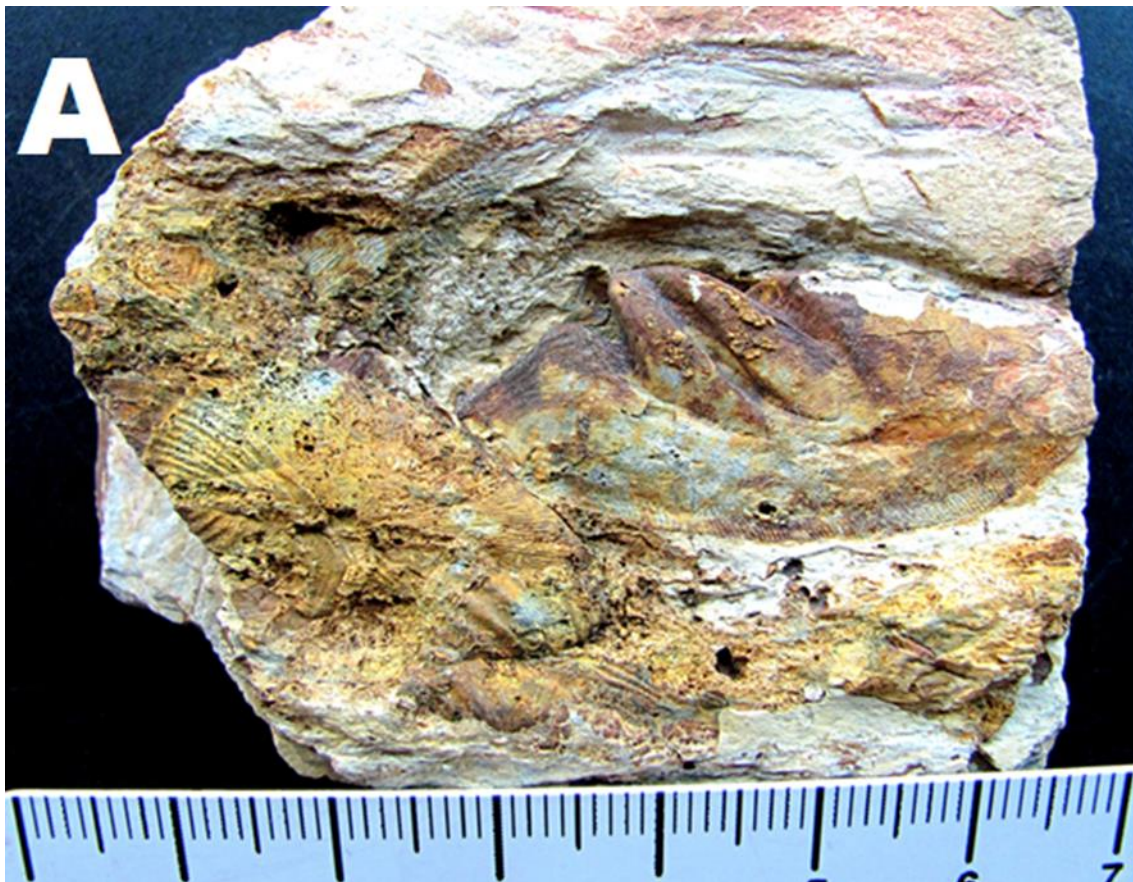




Figura 6.27 – Espécimes de *Schizophoria* aff. *strigosa* (A e B).

***Schizophoria* (?) sp. (S. aff. (*Eoschizophoria*) *parafragilis*)**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Orthida Schuchert & Cooper, 1932

Família: Schizophoriidae Schuchert & Le Vene, 1929

Gênero: *Schizophoria* King, 1850

Espécie: *Schizophoria* (*Eoschizophoria*) *parafragilis*, Johnson, 1970

Diagnose: pequena dimensão. Linha de charneira e extremidades cardinais arredondadas. Dobra e sulco pouco desenvolvidos. Início distal. Concha com pouca profundidade. Baixa inflação da valva braquial. Valva ventral altamente inflada. Ângulos umbonais ventrais e dorsais estreitos. Área cardinal ventral baixa, deltírium estreito. Umbo ventral estende-se mais posteriormente que o umbo dorsal, a válvula dorsal os flancos mergulham suavemente para longe da região umbonal. Campo muscular ventral longo e estreito. Campo muscular dorsal curto e estreito. A crista antero-mediana divide o campo muscular dorsal (Rode, 2005).

Descrição: fragmento de um espécime isolado. Apenas se consegue ver o campo muscular ventral que parece ser longo e estreito. Exemplar classificado com dúvida devido á sua natureza fragmentária.



Figura 6.28 – Fragmento de *Schizophoria* (?) sp. (*S. aff. (Eoschizophoria) parafragilis*) (indicado pelo numero 1) entre outros fragmentos de braquiópodes indeterminados.

***Sieberella* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Pentamerida Schuchert & Cooper, 1931

Família: Gypidulidae Schuchert & Le Vene, 1929

Género: *Sieberella* Oehlert, 1887

Espécie: indeterminada

Diagnose: concha pequena a grande. Margem posterior reta ou ligeiramente curvada. Dobra e sulco desenvolvidos de várias formas. Costilhas presentes ao longo de toda a concha. Valva

ventral com septo mediano e espondílico. Valva dorsal com dobradiça interna ligeiramente discreta para convergir, às vezes formando septo mediano. Bases crurais largas e convexas (Alekseeva *et al.*, 2016).

Descrição: um exemplar deformado preservando ambas as valvas, uma delas incompletas. Costilhas presentes. Margem posterior reta.

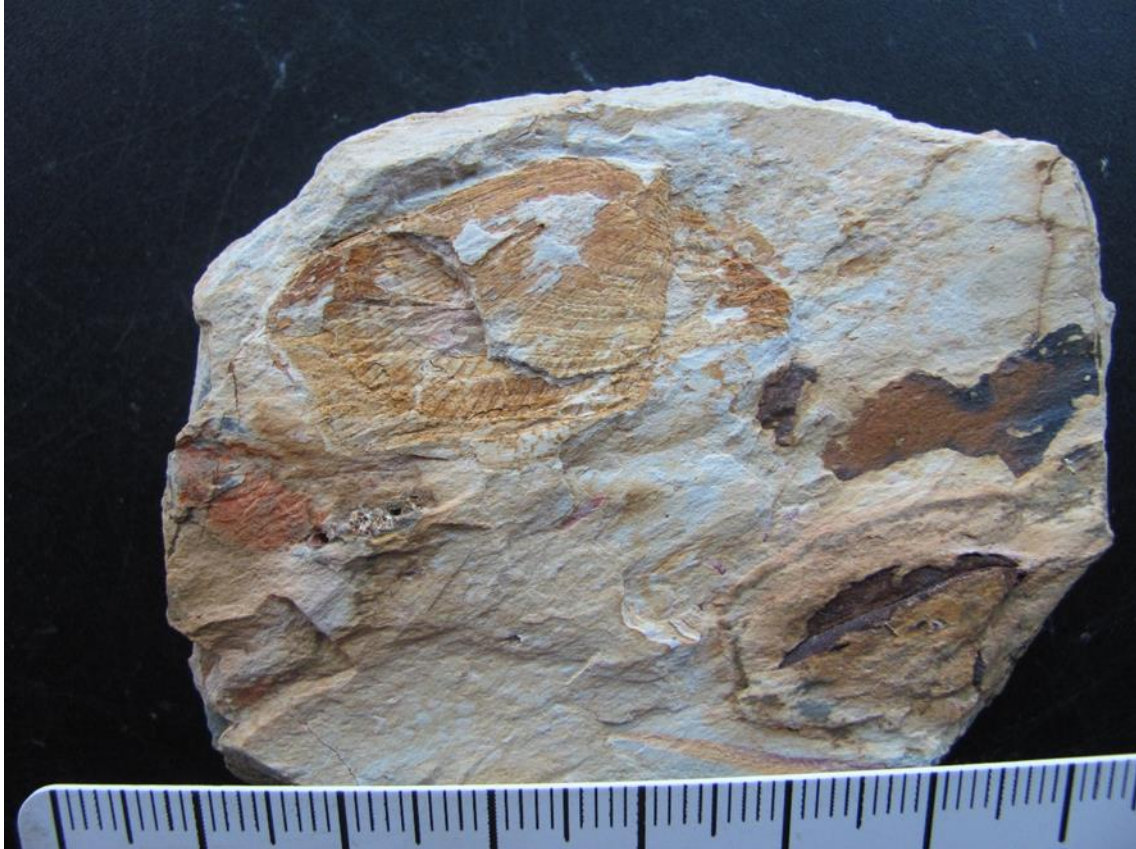


Figura 6.29 – Único espécime de *Sieberella* (?) sp. encontrado.

Isorthinae indet.

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Orthida Schuchert et Cooper, 1932

Família: Dalmanellidae Schuchert, 1913

Subfamília: Isorthinae Schuchert et Cooper, 1931

Gênero: indeterminado

Espécie: indeterminada

Diagnose: conchas ventribiconvexas, multi-costelada com costilhas medianas ramificadas simetricamente. Interior ventral apresentando campo muscular linear ou quadrado dividido por uma crista mediana. Campo muscular dorsal, geralmente longo e estreito, confinado por margens elevadas e dividido por crista mediana bem desenvolvida. Braquióforos moderadamente divergente (Harper, 2000).

Descrição: uma amostra contendo múltiplos exemplares preservados sob forma de moldes internos. Costilhas presentes ao longo da concha. Espécimes de pequeno tamanho com conchas com formato arredondado.

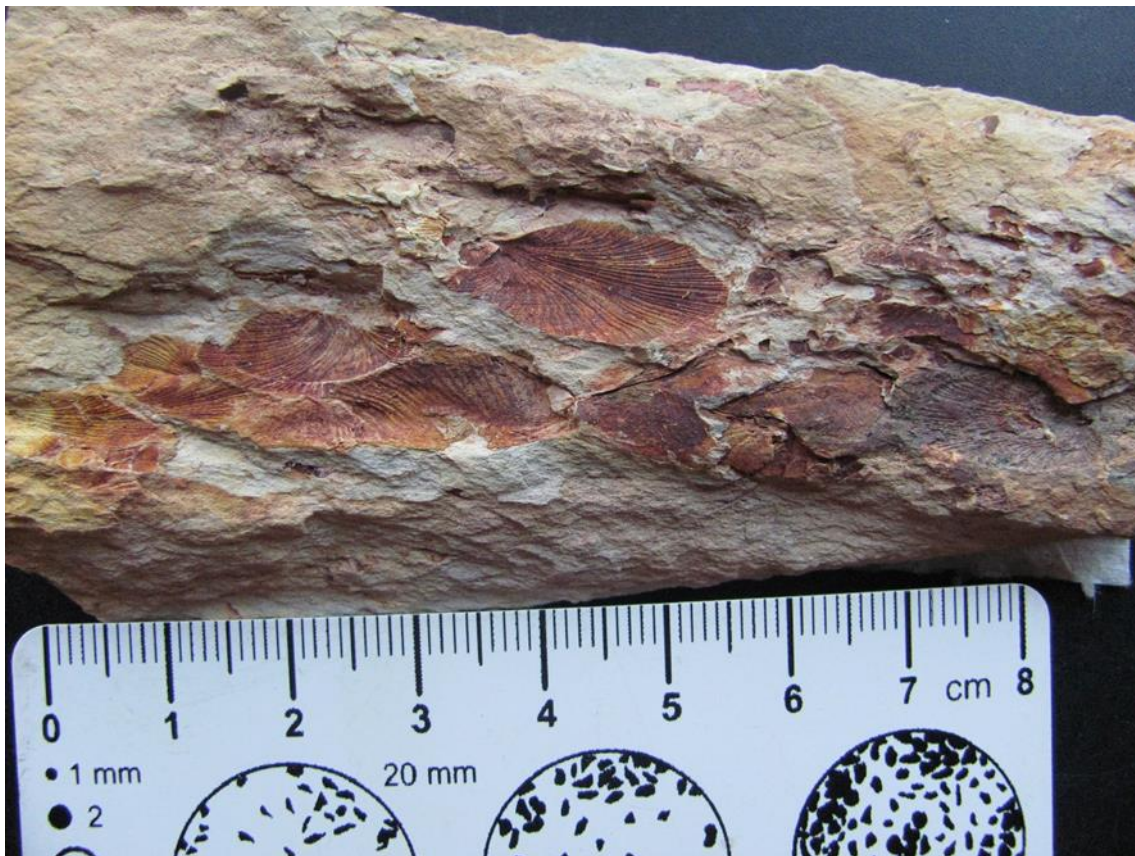


Figura 6.30 – Acumulação de conchas de Isortidae indeterminados.

***Karpinskia* sp. (*K. cf. fedorovi*)**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Atrypida Rzhonsnitskaya, 1960

Família: Karpinskiidae Poulsen, 1943

Gênero: *Karpinskia* Tschernyshev, 1885

Espécie: *Karpinskia fedorovi* Tschernyschew, 1893

Diagnose: dimensões médias a grandes. Muito alongado, estreito com formato triangular a retangular, aproximadamente quadrado em vista anterior. Dorsiconvexo a convexoplano. Bico saliente. Dobradiça curta com ângulo agudo. Área apsaclina-ortoclina. Forâmen apical proeminente. Placas deltidiais grossas. Costilhas finas apicalmente, não bifurcadas e muito grossas anteriormente. Ziguezague na comissura. Comissura complexa, larga, alta, sub-retangular. Concha com parede espessa. Crista vascular fraca. colar *callista* medio a espesso; longo. Dentes estreitos. Cavidades dentarias longas. Placa de dobradiça espessa. Placas de soquetes compridas e finas. Bases cruais de pequena dimensão, crua. Espiralia direcionada dorsalmente com menos de 13 espirais. Processos jugais não descritos. *Callista* peduncular, placas deltidiais e estrutura de dobradiças como em *Vagrania* e *Mimatrypa*, mas diferenciados por conchas bastante alongadas, forma quadrada na seção transversal, costilhas finas tornando-se posteriormente mais grossas ao longo da comissura (Copper, 2002).

Descrição: um único exemplar preservado sob forma de molde interno e incompleto. Concha de dimensões médias, alongada e com formato triangular a retangular. Finas costilhas presentes. Apresenta semelhanças com a espécie *Karpinskia fedorovi*.



Figura 6.31 – Espécime de *Karpinskia* sp. (*K. cf. fedorovi*).

São Pedro da Cova:

Plectodonta minor (?)

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Classe: Strophomenata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Strophomenida Opik, 1934

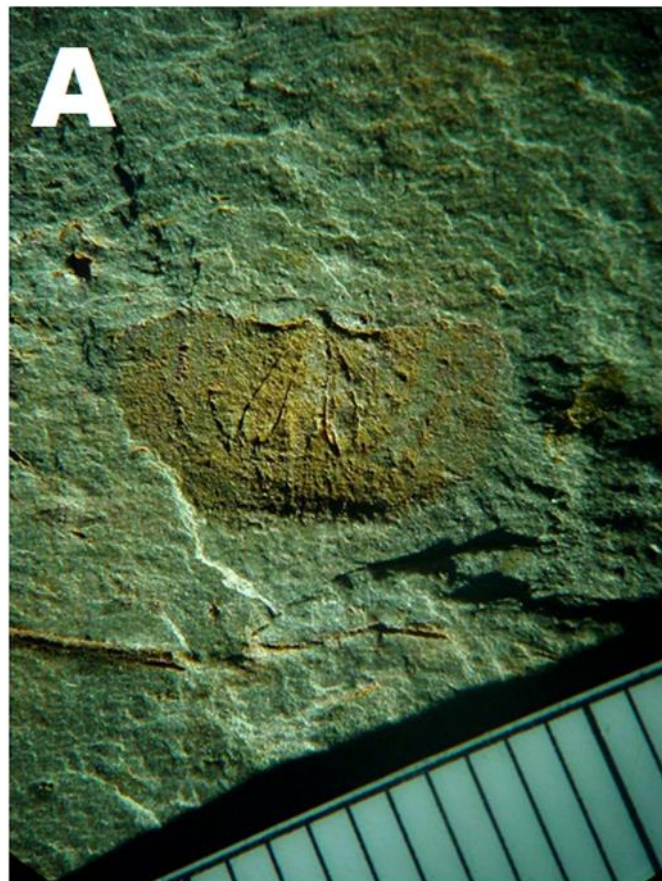
Família: Sowerbyellidae Opik, 1930

Gênero: *Plectodonta* Kozłowski, 1929

Espécie: *Plectodonta minor* Roemer, 1850

Diagnose: concha de dimensões reduzidas, côncavo-convexa, subtrapezoidal. Bordo cardinal direito. Bordo frontal arredondado. Maior largura adjacente ao bordo cardinal ou ligeiramente à frente, com maior espessura mais abaixo do umbo. Bordos cardinais (Drot, 1955).

Descrição: representado por múltiplos exemplares de pequeno tamanho e mal preservados com a exceção de um exemplar que tem uma preservação melhor quando comparado com outros. Em alternativa os exemplares poderão ser atribuídos ao género *Nadistrophia*, no entanto a espécie



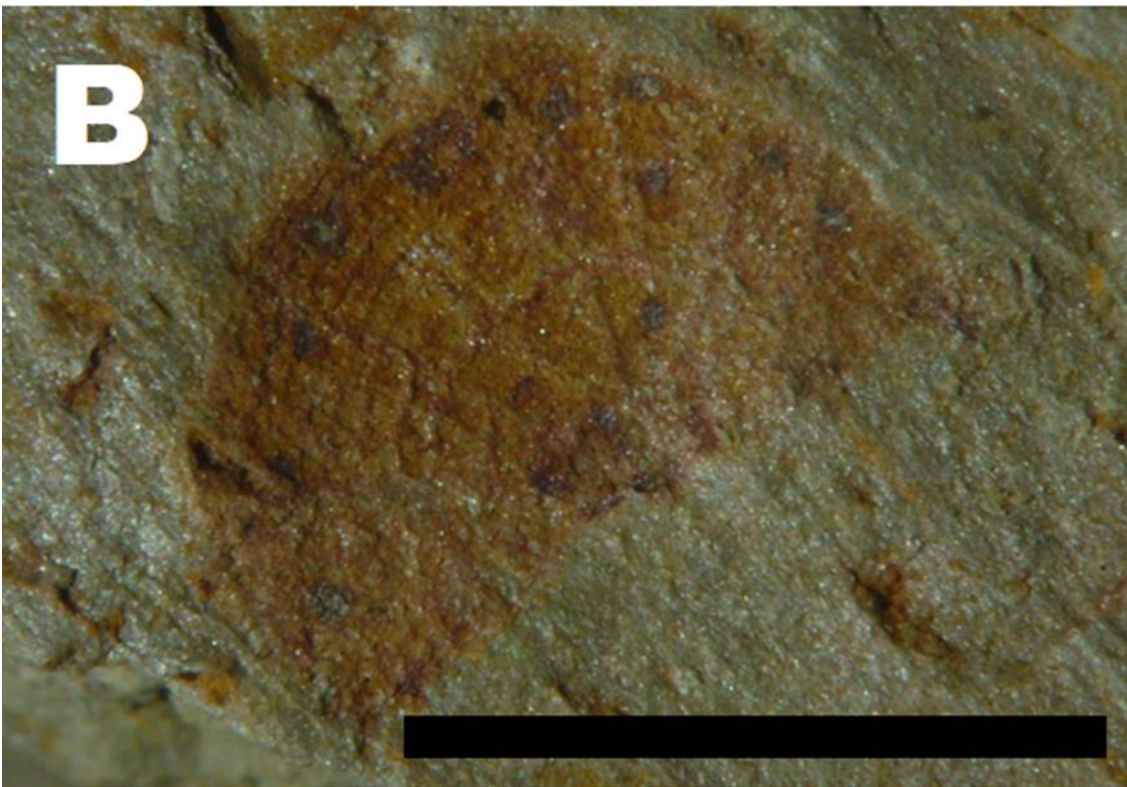






Figura 6.32 – Espécimes de *Plectodonta minor*? (A a E) A1 - Pormenor de A. Barra de escala corresponde a 5 mm.

Plectodonta minor parece ser mais plausível já que é conhecido em diversos locais da Europa, incluindo Espanha (e.g. Ballèvre *et al.*, 2010) e Barrancos, Portugal (Le Menn *et al.*, 2002). Já o segundo género surge na Ásia, Austrália e América do Norte, mais especificamente no Canadá (e.g. Lenz, 1973).

Dornes:

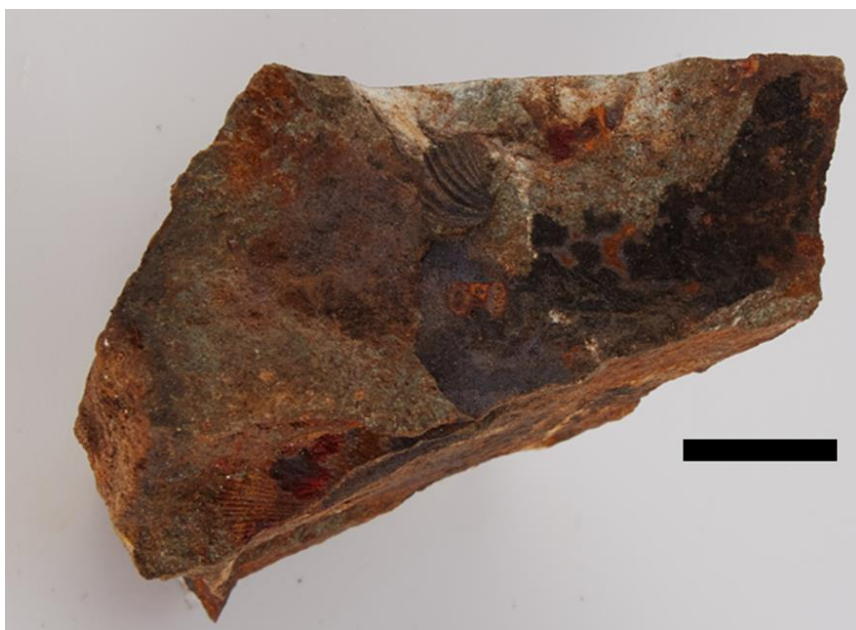


Figura 6.33 – Exemplar de *Howellella* sp. Barra de escala corresponde a 1 cm.

***Howellella* sp.**

Ver Rates (jazida 1) para a classificação e diagnose deste género (pagina 121).

Descrição: dois exemplares de dimensões reduzidas e preservados sob forma de moldes internos (um deles com contramolde associado). Costilhas presentes ao longo da concha. Exemplares semelhantes aos escritos em Gouvernecc *et al.* (2008).

***Mesodouvillina* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

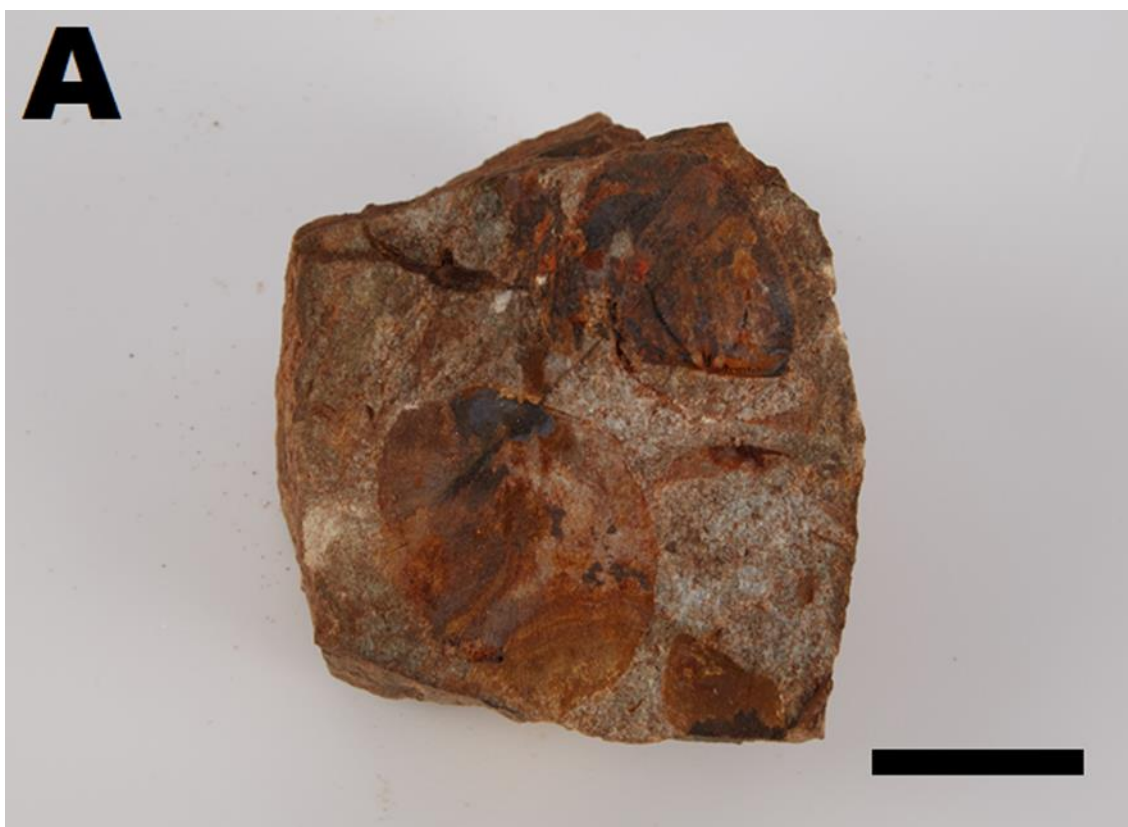
Classe: Strophomenata Williams *et al.*, 1996

Ordem: Strophomenida Opik 1934

Família: Douvillinidae Caster, 1939

Género: *Mesodouvillina* Williams, 1950

Espécie: indeterminada



B



C



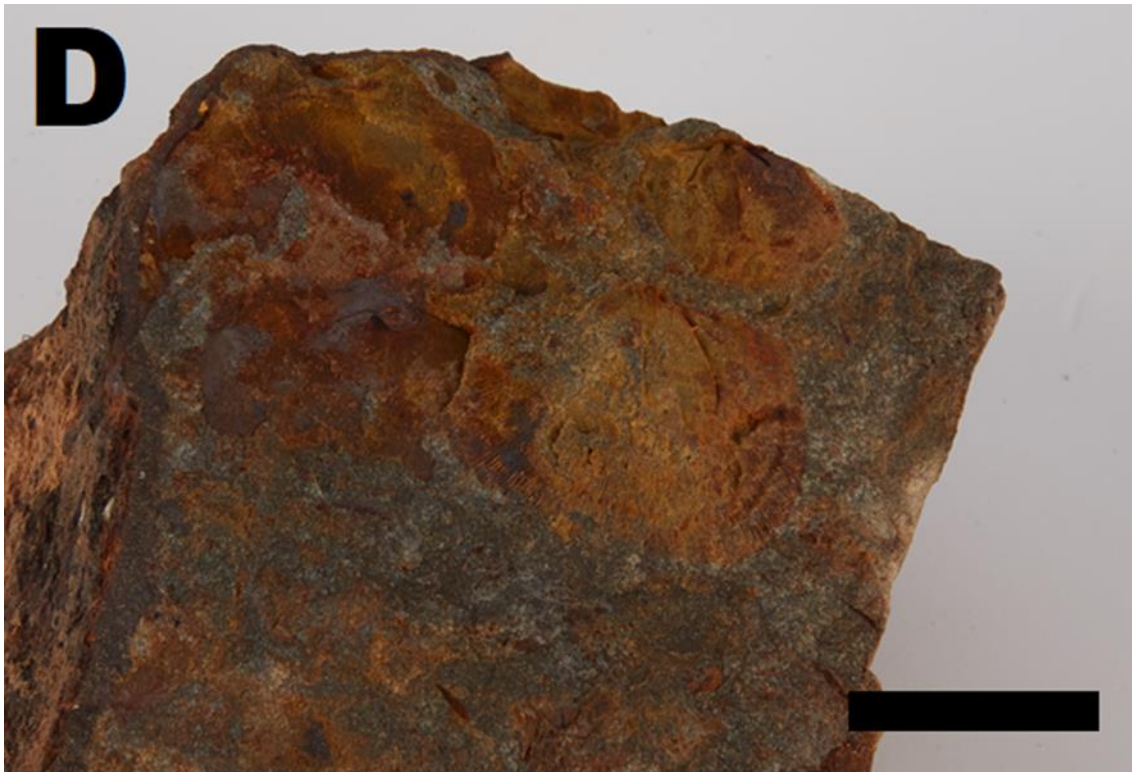


Figura 6.34 – Espécimes de *Mesodouvillina* (?) sp. (A a D). Barra de escala para A e B corresponde a 2 cm. As restantes correspondem a 1 cm.

Diagnose: perfil fortemente a suavemente côncavo-convexo. Ornamentação desigual com parvicostilhas. Pequena área com pseudodeltidium. Pequeno chilidium. Dentículos ao longo de metade a dois terços da linha de charneira. Cristas delimitadora dos músculos reta ou ligeiramente encurvada para o campo muscular ventral subtriangular, aberto anteriormente. Processo cardinal direcionado posteroventralmente a posteriormente. Placas de encaixe divergentes curtas e finas. Cristas pouco curvadas que delimitam os músculos dorsais. Septos dorsais geralmente ausentes. Borda subperiférica dorsal variavelmente desenvolvida (Cocks & Jia- Yu, 2000).

Descrição: vários exemplares em oito amostras preservados sob forma de moldes internos e na sua maioria completos, embora alguns sejam fragmentários. Costilhas presentes ao longo da concha em vários espécimes. Dentículos presentes ao longo da linha de charneira (metade a dois terços da charneira). Cristas delimitadoras do campo muscular pouco curvas. Em Dornes surge o género *Mclearnites* que é semelhante a este género. Um exemplar do género *Mesodouvillina* proveniente de Portalegre e datado do Emsiano superior encontra-se no Museu Geológico de Lisboa.

***Mesoleptostrophia* sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Ordem: Strophomenida Opik, 1934

Família: Leptostrophiidae Caster, 1939

Gênero: *Mesoleptostrophia* Harper & Boucot, 1978

Espécie: indeterminada

Diagnose: contorno semicircular a subquadrado. Perfil biplanar a suavemente concavoconvexo. Ornamentação desigual. Parvicostilhas a costilhas uniformes. Denticulado ao longo da maioria da largura da valva. Pequeno processo ventral presente. Campo muscular ventral subtriangular a bilobado com cristas delimitadoras com desenvolvimentos variados posterolateralmente. Lobos do processo cardinal variáveis e geralmente pequenos (Cocks & Jia- Yu, 2000).

Descrição: vários exemplares presentes em nove amostras, preservados sob forma de moldes internos, uns completos e outros incompletos. Espécimes com contorno semicircular e perfil côncavo-convexo. Finas costilhas presentes em alguns dos exemplares. Um exemplar de *Mesoleptostrophia explanata* foi observado no Museo Geominero de Madrid.







Figura 6.35 – Espécimes de *Mesoleptostrophia* sp. (A a C). Barras de escala correspondem a 1 cm.





Figura 6.36 – Espécimes de *Schizophoria* (?) sp. (A a C). A - Espécime com uma tentaculite associada identificada com (1). Barras de escala de A e C correspondem a 50 mm. A de B corresponde a 1 cm.

***Schizophoria* (?) sp.**

Ver exemplares de Rates para classificação e diagnose (página 134)

Descrição: Quatro espécimes preservados sob forma de moldes internos. Morfologia semelhante ao *Schizophoria* indeterminado descrito acima. Ver Gouvernecc *et al.* (2008).

***Arduspirifer* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Ordem: Spiriferida Waagen, 1883

Família: Hysterolitidae Termier & Termier, 1949

Gênero: *Arduspirifer* Helmbrecht & Wedekind, 1923

Espécie: indeterminada

Diagnose: concha pauciplicada, grande e fortemente biconvexa. Concha semicircular a ligeiramente semielípticas transversalmente com plicações simples, muito fortes e angulares; número destes geralmente variando de 8 a 12 em cada flanco. As plicações que delimitam o sulco são fortes, geralmente não enfraquecidas, e não estão situadas em um nível mais baixo em relação à plicação adjacente. Apenas em casos raros eles são enfraquecidos e incluído no sulco. Sulco com costa mediana. Micro ornamentação do tipo fimbriado, com uma margem de microespinhos





Figura 6.37 – Exemplos de *Arduspirifer* (?) sp. (A e B). Barras de escala correspondem a 50 mm.

em forma de bastonete sobre cada placa de crescimento. Os microespinhos apresentam um tamanho semelhante entre si. Placas deltidiais pouco desenvolvidas.

Concha secundária nas regiões apicais de ambas as valvas muito espessa. Placa subdelthyrial ausente. Campo muscular ventral fortemente impresso. Placas dentárias amplamente incorporadas em espessamentos da concha apical na fase adulta. Plataforma nototirial presente, em geral moderada a fortemente desenvolvida, em casos raros pouco desenvolvida. Campo adutor dorsal impresso geralmente dividido por um forte processo mediano na sua parte posterior. Bases crurais livres e fortemente pronunciadas. Placas crurais livres e placas de dobradiças externas ausentes (Jansen, 2001).

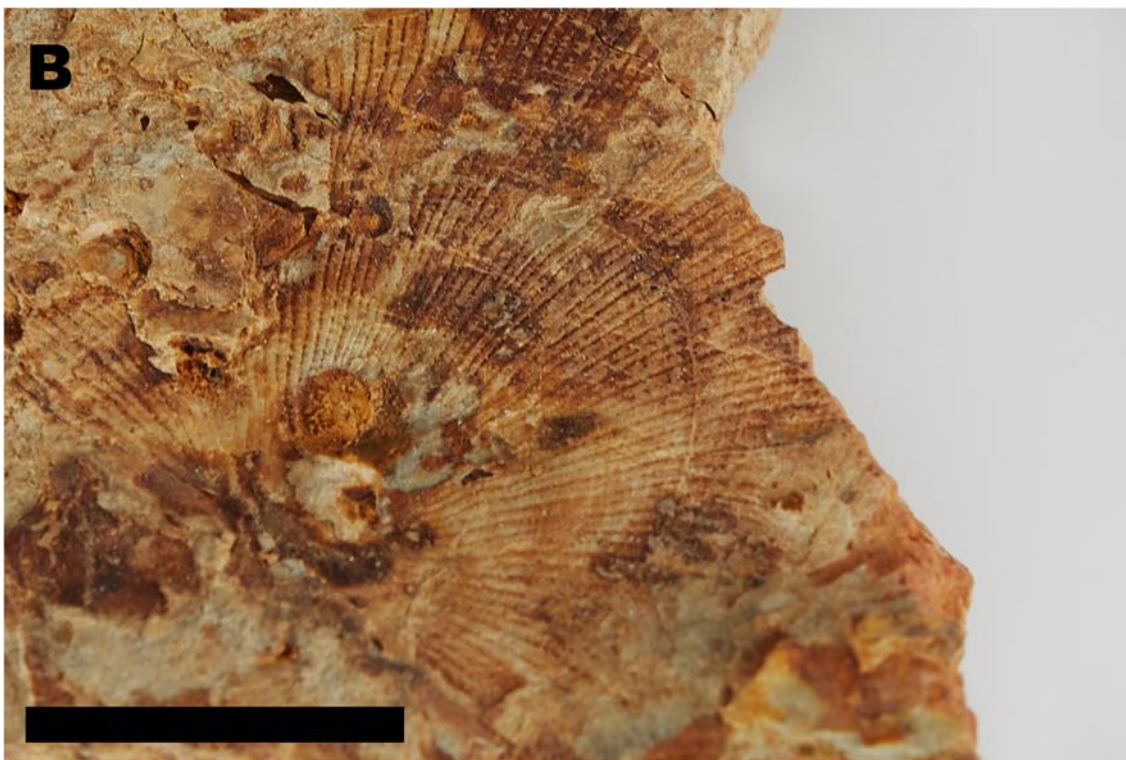
Descrição: quatro exemplares preservados sob forma de moldes internos e mal preservados e incompletos e fragmentário num dos espécimes. Características que fazem com que a classificação aqui fornecida seja duvidosa. Grande parte deles preservando ainda as costilhas. Num deles é possível observar-se o campo muscular (Ver Schemm-Gregory & Jansen, 2005).

Portalegre:

Iridistrophia (?) sp.

Ver Rates (jazida 2) para classificação e diagnose (pagina 124).

Descrição: três exemplares preservados sob forma de moldes internos. Conchas semiovais. Costilhas presentes em todos os espécimes. Parvicostilhas com fila nos intervalos.



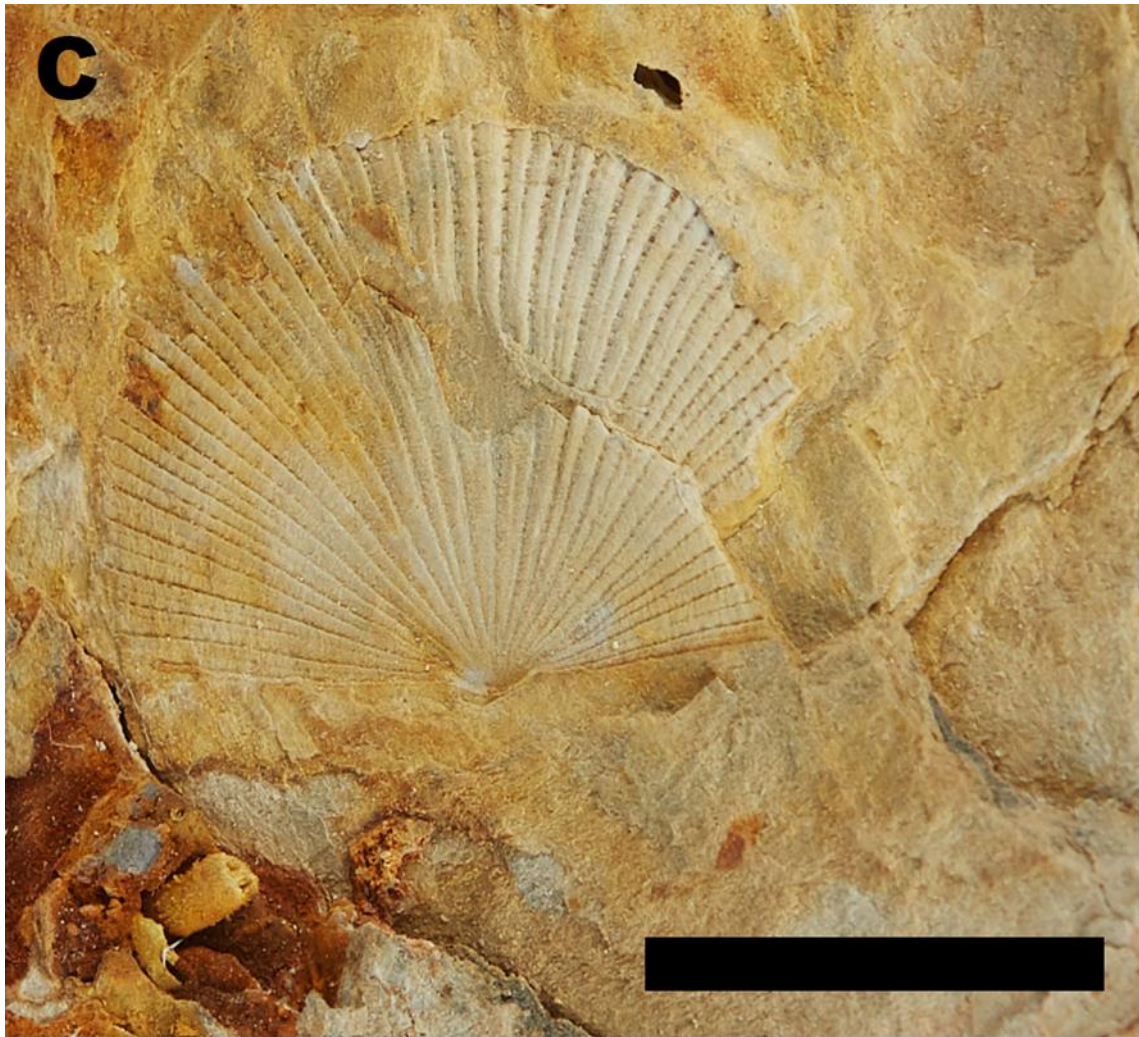


Figura 6.38 – Exemplos de *Iridistrophia* (?) sp. (A a C). Barras de escala correspondem a 1 cm.

Cymostrophia (Protocymostrophia) (?) sp.

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Ordem: Strophomenida Opik, 1934

Família: Douvillinidae Caster, 1939

Gênero: *Cymostrophia* Caster, 1939

Subgênero: *Cymostrophia (Protocymostrophia)* Harper & Boucot, 1978

Diagnose: semelhante a *C.* (*Cymostrophia*) mas possui um contorno suboval em vez de transversal. Perfil convexo a suavemente côncavo com dobras interrompidas menos pronunciadas na ornamentação (Cocks & Jia- Yu, 2000).

Descrição: um espécime de pequeno tamanho preservado sob forma de molde interno e incompleto. Exemplares com contorno suboval e com costilhas bem marcadas. Concha plana. Dobra dorsal comumente baixa e sulco ventral rasa.



Figura 6.39 – Especime de *Cymostrophia* (*Protocymostrophia*)(?) sp. Barra de escala corresponde a 50 mm.

Athyridinae indet.

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Ordem: Rhynchonellata Williams *et al.*, 1996

Família: Athyrididae Davidson, 1881

Subfamília: Athyridinae Davidson, 1881

Gênero: indeterminado

Espécie: indeterminada

Diagnose: concha pequena a grande, moderadamente rostrada. Linhas de crescimento muito comuns, planas ou estriadas lateralmente. Placas dentárias de comprimento médio (exceto no gênero *Protathyris*), subparalelo fino, ligeiramente côncavo. ramos laterais do jugum quase vertical, começando no meio do comprimento da valva dorsal. Sela jugal bem desenvolvida

(exceto no género *Johnsonathyris*). Lamelas jugal acessórias terminando ligeiramente posterior a lateral dos ramos de jugum (Copper, 2002).

Descrição: um espécime isolado preservado sob forma de molde interno e bastante mal conservado. Tornando impossível uma classificação mais certa.



Figura 6.40 – Espécime de Athyridinae indet. Barra de escala corresponde a 50 mm.

***Hysterolites* (?) sp.**

Filo: Brachiopoda Duméril, 1806

Ordem: Spiriferida Waagen, 1883

Família: Hysterolitidae Termier & Termier, 1949

Género: *Hysterolites* von Schlothiem, 1820

Espécie: indeterminada

Diagnose: tamanho médio, biconvexo, transversal, com ângulos cardinais agudos a arredondados. Interárea ventral curva, apsaclino. Dobras e sulcos suaves. Flancos com plicações simples e arredondadas e em forma de intervalos em forma de “U”. Linhas de crescimento numerosas,

fortes. Placas dentárias fortes, tendendo a recurvar medialmente, com pouco calo umbonal. *Ctenophoridium* pode ser elevado. Sem placas crurais (Johnson & Hong- Fei, 2006).

Descrição: um exemplar preservado sob forma de molde interno, mal preservado e deformado. Semelhante aos espécimes descritos, por exemplo em Pillet (1950). O género pode ser encontrado nas coleções do Museu Geológico de Lisboa (Pragiano de Portalegre) e Museo Geominero de Madrid (por exemplo de Navarra, Espanha, datado do Devónico Inferior).



Figura 6.41 – Exemplar de *Hysterolites* (?) sp. Barra de escala corresponde a 1 cm. Espécimes deste braquiópode de Rates podem ser observados nas figuras 6.18. (página 124) e 6.20. (página 127) marcados com (1).

6.1.4. Molusca

Os moluscos são um dos grupos de invertebrados marinhos mais bem-sucedidos sendo, este Filo constituído (entre outras) pelas principais classes: Polyplacophora (quítones), Gastropoda (caracóis, lesmas e afins), Scaphopoda (escafópodes, conhecidos também por dentes-de-elefante), Bivalvia (bivalves, tais como ameijoas e afins) e Cephalopoda (cefalópodes, inclui polvos, lulas, chocos, nautilóides e os extintos amonóides e belemnites) (Clarkson, 1998). Trata-se de um grupo sobretudo marinho, embora algumas famílias de bivalves e de gasterópodes se tenham adaptado a ambientes dulçaquícolas, desde o Devónico Superior (Clarkson, 1998). Os gasterópodes pulmonados foram os únicos membros deste Filo a colonizar terra firme.

Nos locais abordados neste estudo apenas foram encontrados bivalves.

A classe bivalve (Fig. 6.42), também conhecida como Pelecypoda ou Lamellibranchia (Jain, 2017), corresponde a moluscos com concha composta por duas valvas, à semelhança dos braquiópodes, com uma simetria bilateral, comprimida lateralmente e com tendência para ser alongada na direção anteroposterior (Moore, 1965). O mesmo autor acrescenta ainda que as valvas destes seres se articulam na extremidade apical através de um ligamento elástico ou através de dentes que se encaixam em fossetas (ou soquetes), presentes na valva oposta. Este conjunto de encaixe é conhecido por charneira. As duas peças da concha são controladas por músculos adutores (com exceção das ostras, apresentam-se em números de dois) que possibilitam o fecho das mesmas enquanto um ligamento é responsável pela função oposta (Moore, 1965).

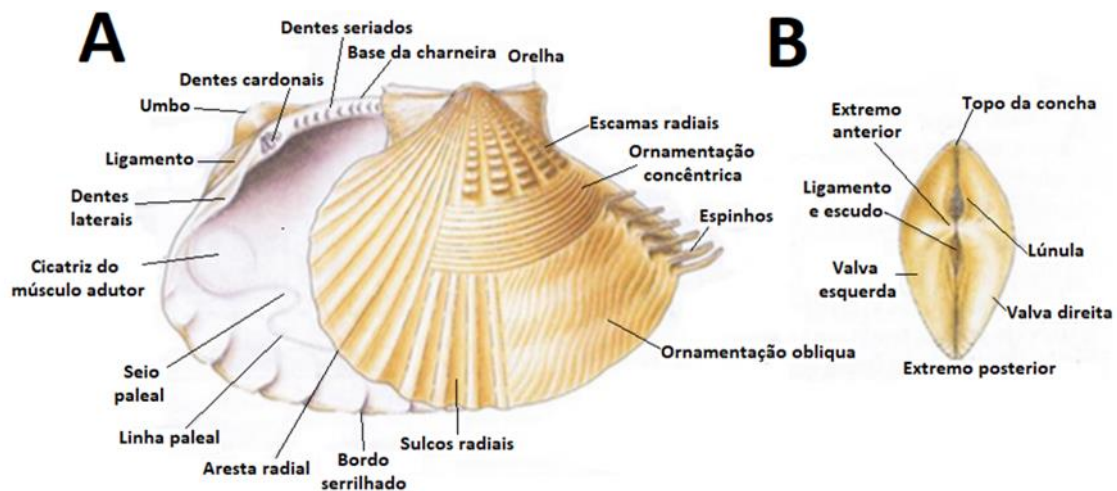
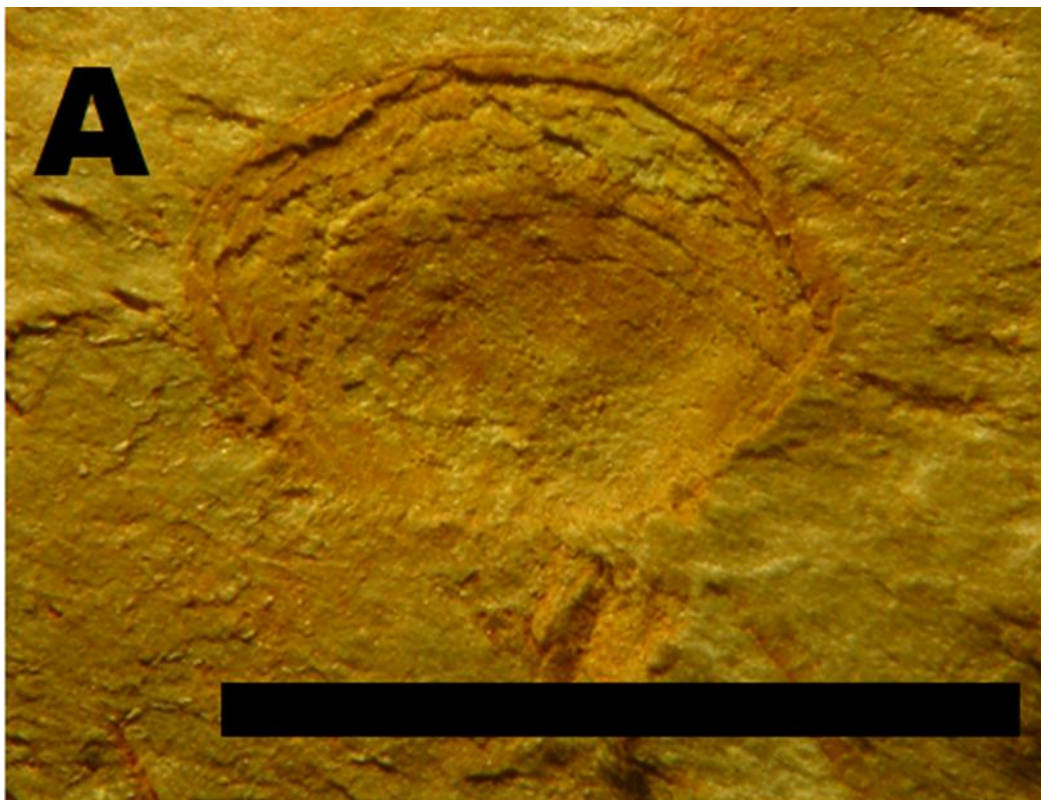


Figura 6.42 – Anatomia geral da concha de um bivalve. A - Esquema hipotético da concha de um bivalve mostrando a anatomia externa e interna das valvas e a variedade de características que podem estar presentes em várias espécies B - vista do plano do bivalve (adaptado de Dance, 1992).

O relaxamento dos músculos adutores mantém a concha aberta, o que permite que a elasticidade do ligamento não deixe a mesma fechar-se (Moreira, 1994). As conchas dos bivalves podem ser equivalves ou na sua maioria inequivalves (El-Sorogy *et al.*, 2015). Nos primeiros as valvas estão dispostas entre si de uma forma espelhada (Clarkson, 1998), enquanto nos segundos apresentam as suas valvas com simetrias e tamanhos diferentes (Moreira, 1994). O animal que habita no interior da concha apresenta um corpo simétrico, sem região cefálica diferenciada e lateralmente comprimido (Moreira, 1994). A concha (normalmente composta por calcite, aragonite ou ambos) é segregada pelo manto (El-Sorogy *et al.*, 2015) que é responsável também por envolver toda a massa visceral (Moreira, 1994). O manto é composto por dois lóbulos (um para cada valva) (Moore, 1965). No interior da concha encontra-se linha de inserção do manto que recebe o nome de linha paleal (Moreira, 1994) onde existem três dobras: a externa que é onde é segregada a concha; a mediana com função sensorial e por último, a interna que é muscular (El-Sorogy *et al.*, 2015). O corpo do animal ocupa essencialmente a parte dorsal em conjunto com o lóbulo dorsal do manto, enquanto na parte ventral existe um espaço amplo e vazio conhecido como cavidade

do manto (Moore, 1965). Olhos, tentáculos e outras estruturas presentes na generalidade noutros moluscos, não se encontram presentes nesta classe, estando no entanto presentes estruturas com funções semelhantes na preferia do manto (Moore, 1965). A boca encontra-se entre dois pares ciliados (denominados palpos labiais) que tem como função a obtenção de alimento (Moore, 1965). A maioria dos membros desta classe possui um par de brânquias (ctenídios) que se encontram localizados na cavidade do manto dispostas simetricamente em relação ao plano mediano do animal (Moore, 1965). Num grande número de espécies o manto apresenta um par sifões (resultantes da fusão das bordas do manto na extremidade posterior da concha) cujo a função é sugar água do ambiente circundante (através de um) e para a expelir (através do outro) para permitir que o animal se alimente e respire. Muitas vezes surge, na concha, um espaço semelhante a uma bolsa (visível na valva como uma invaginação na linha palial) que corresponde ao local onde os sifões se encontram quando não estão a ser utilizados e é conhecido por seio paleal (Moore, 1965). Os bivalves são seres marinhos na sua grande maioria (ainda que algumas espécies de água doce existam também), predominantemente sésseis com estilos de vida epifaunais ou infaunais (El-Sorogy *et al.*, 2015). Este grupo surgiu no Câmbrico e subsistem até à atualidade, substituindo grande parte dos braquiópodes no fim da Era paleozoica (Clarkson, 1998). Nas jazidas devónicas estudadas surgem na jazida 1 e 2 de Rates em números reduzidos, e em S. Pedro da Cova de forma relativamente comum. Quase todos os exemplares são de pequeno tamanho e indeterminados. Na jazida 1 os bivalves poderão pertencer a superfamília Nuculoidea ainda que com dúvida.



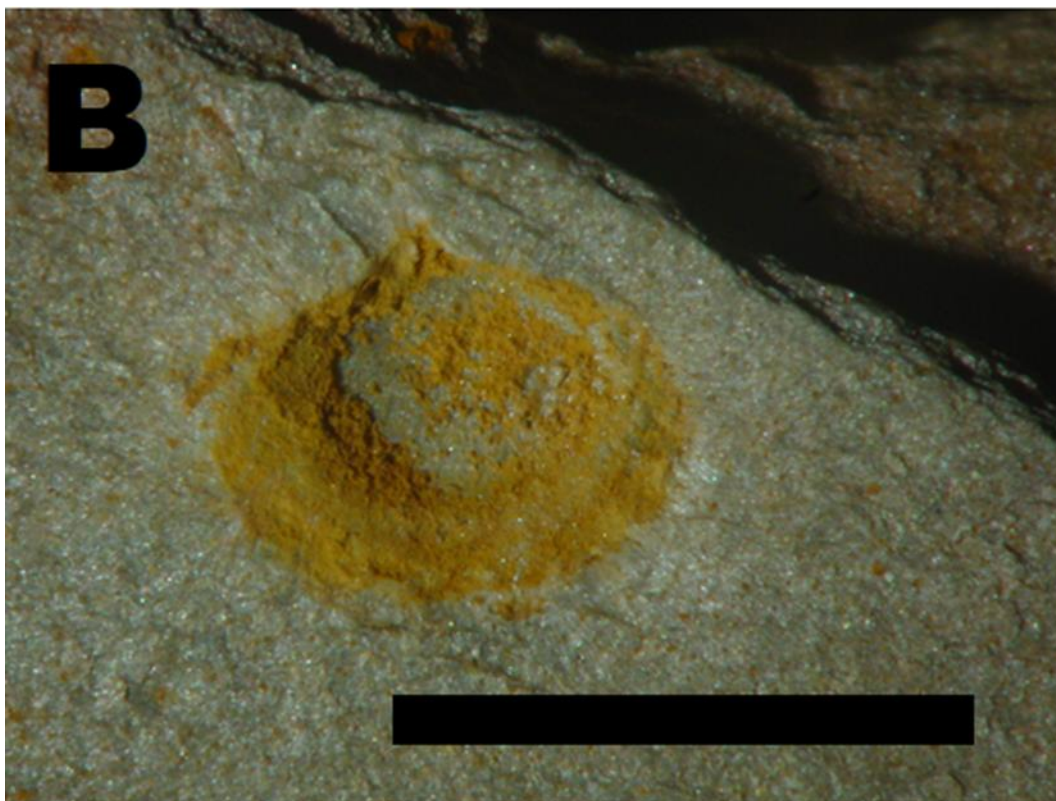


Figura 6.43 – Exemplos de bivalves. A e B - Espécimes indeterminados de São Pedro da Cova. Barra de escala corresponde a 5mm.

***Pterinea* sp.**

Filo: Mollusca Linnaeus, 1758

Ordem: Ostreida Férussac, 1822

Família: Pterineidae Miller, 1877

Género: *Pterinea* Goldfuss, 1832

Espécie: indeterminada

Nota: Na jazida 2 de Rates surge um fragmento isolado de um bivalve cuja ornamentação da concha é idêntica a de um espécime de *Pterinea* presente nas coleção de paleontologia da Universidade do Porto (proveniente de Laúndos) e que permite atribuir este fragmento a esse mesmo género. A fotografia do espécime pode ser vista na Figura 6.22 (página 129) na secção dos braquiópodes de Rates e o espécime do museu pode ser visto na Figura 4.19 F do capítulo quatro na página 64. Espécimes deste género podem ser vistos também no Museu de Madrid.

6.1.5. Tentaculitoidea

O grupo Tentaculitoidea (Fig. 6.44), descrita por Ljaschenko (1955) engloba um conjunto de seres com concha cônica de composição carbônica com tamanhos milimétricos a centimétricos (Clarke, 1913) e apresentam uma superfície, geralmente, ornamentada por anéis transversais desenvolvidos, existindo por vezes estrias e sulcos transversais (HajaŁasz, 1974).

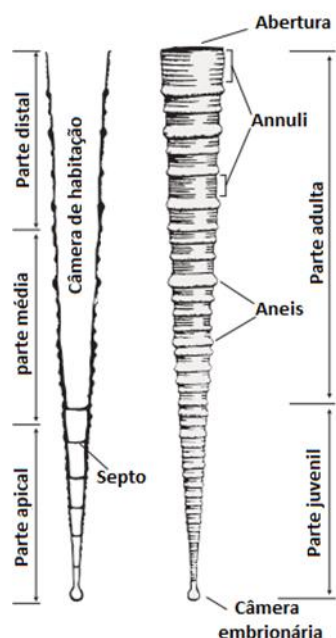
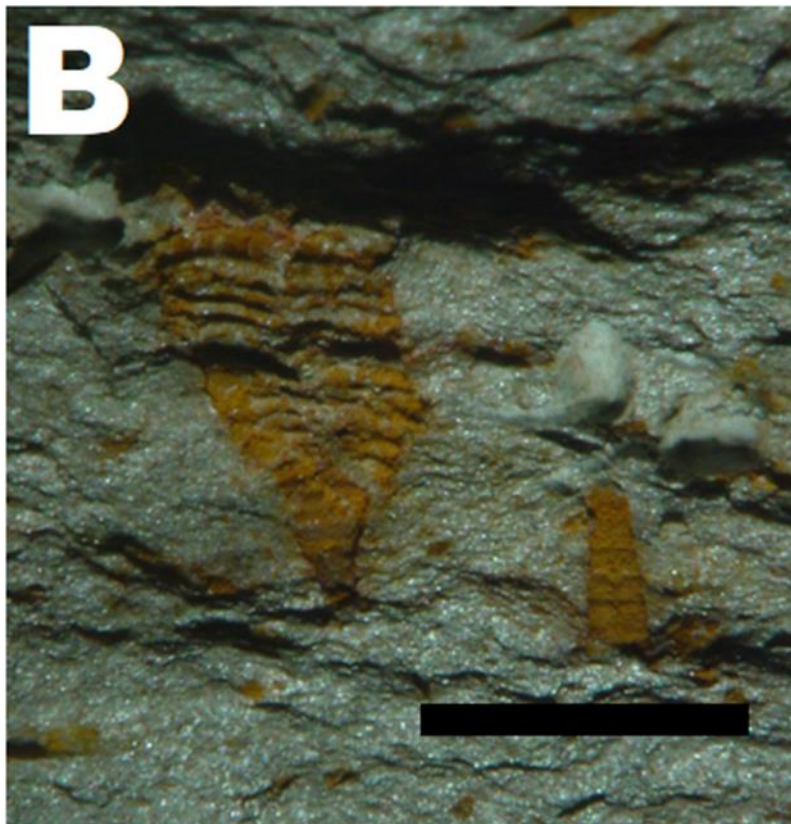


Figura 6.44 – Anatomia geral de uma tentaculite. Adaptado de Larsson (1979) e Wood *et al.* (2004).

Alguns *taxa* apresentam uma superfície lisa sem qualquer tipo de ornamentação (Comniskey & Ghilardi, 2013). Na parte embriônica e juvenil da concha, o interior é geralmente dividido em septos, originando camaras (HajaŁasz, 1974). O mesmo autor refere ainda que a parte embriônica da concha apresenta uma forma obtusa, terminando em tubo. O formato da concha é geralmente reto, embora existam algumas espécies que a possuem curvada ou até mesmo enrolada (Schindler, 2012). A classificação destes organismos é ainda muito debatida e ao longo dos tempos foram sido colocadas em diversos grupos tais como: pterópodes, anelídeos, equinodermes, braquiópodes, foraminíferos e cefalópodes (Comniskey & Ghilardi, 2013). Este grupo surgiu no Ordovícico e desapareceu no final do Devónico (Fregatto & Vega, 2015). Este grupo é particularmente abundante na jazida de São Pedro da Cova onde surgem concentrações de um elevado número de espécimes de dimensões milimétricas e orientadas por paleocorrentes. Nas restantes jazidas (com exceção da jazida 1 de Rates) a sua presença é menos abundante mas de tamanhos centimétricos. Devido ao estado de preservação em que surgem, são de difícil classificação no que toca aos géneros e espécies presentes.



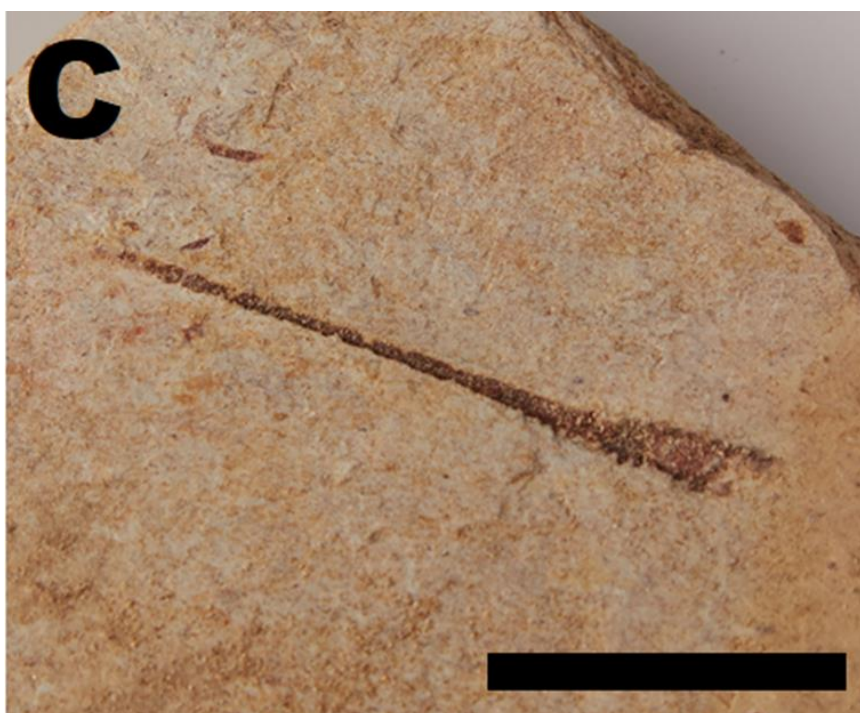


Figura 6.45 – Algumas tentaculites encontradas. A e B - Espécimes de São Pedro da Cova. C - Espécime de Rates. Barras de escala de A e B corresponde a 5 mm. Barra de escala de C corresponde a 1 cm. O espécime de Dornes pode ser observado na figura 6.36. A (página 152) marcada com (1).

6.1.6. Echinodermata

O Filo Echinodermata, descrito por Klein em 1734 (Pereira, 2010) apresenta uma elevada diversidade e com uma ampla distribuição geográfica (Carvalho, 2004) confinado a ambientes marinhos (Twenhofel & Shrock, 1935). É composto por cinco subfilos: Asterozoa, Echinozoa, Crinozoa, Blastozoa e Homalozoa, sendo que cada um destes grupos se divide em diversas classes (Jain, 2017). São conhecidas cerca de 7000 espécies vivas e 13 000 extintas (Pawson, 2007). Possuem uma simetria pentarradial, evidenciado sobretudo nas estrelas-do-mar e ouriços-do-mar (Cousteau, 2007) e um esqueleto composto por calcite que pode ser reduzido ou até mesmo ausente em certos grupos (Carvalho, 2004). Algumas espécies apresentam uma simetria bilateral secundária, segundo o autor anterior. Este Filo apresenta um tubo digestivo completo e um sistema vascular aquífero, por onde saem canais para o exterior (pés ambulacrários) com função locomotora, alimentar e respiratória (Carvalho, 2004). Os indivíduos adultos possuem, na generalidade, uma face oral (ou ventral onde se encontra a boca) e outra aboral (ou dorsal onde se encontra o ânus) que conecta os seus centros e marca o eixo principal do corpo, de onde surgem os cinco raios (Pereira, 2010).

Os únicos equinodermes conhecidos nas jazidas estudadas são crinoides (Fig. 6.46). O subfilo Crinozoa é o único grupo de equinodermes sésseis presente na atualidade (Jain, 2017). Estes organismos, descritos por Miller (1821) (Carvalho, 2004) são constituídos por duas componentes principais (segundo Lane & Webster, 1980):

1 - O pelma de suporte que é por sua vez dividido em caule ou pedúnculo (que conecta com o cálice) e raizóides que fixam o animal no fundo ou através de uma ponta que penetra no substrato (Moreira, 1994);

2 - O cálice que é uma teca que alberga a massa visceral e é o local onde se fixam os braços que são usados para fins de alimentação, respiração e em algumas espécies, para reprodução.

O Pelma (ausente em formas de vida livre) é comprido e flexível, sendo composto por artículos de forma circular, pentagonais ou, mais raramente, quadrangular ou elíptica e encontram-se unidos através de faces planas ou através de caneluras radiais (Moreira, 1994). A estrutura de fixação é formada por vários apêndices em forma de espinho (cirriais) (Twenhofel & Shrock, 1935). Nas formas livres estes apêndices ajudam na deslocação e permitem fixações temporárias (Twenhofel & Shrock, 1935). O cálice pode apresentar formatos variados, como por exemplo, globóide, piriforme, ou em forma de vaso (Carvalho, 2004). A parte central da face dorsal ou inferior, nesta estrutura apresenta uma placa dorsal que corresponde ao ponto de fixação do pelma sendo que os restantes componentes do mesmo correspondem a dois tipos: os monocíclicos e os dicíclicos; os primeiros se articulam cinco placas (placas basais) à placa dorsal (Moreira, 1994). Ainda segundo o mesmo autor, as placas referidas compõem o primeiro ciclo, das quais se seguem outras cinco placas (placas radiais) que por si formam outro ciclo e se articulam alternadamente com as primeiras e com series longitudinais de placas dos braços, ou placas braquiais sendo que entre esta serie pode ocorrer series de placas interbraquiais. No tipo dicíclico é articulado com a placa centrodorsal e um primeiro ciclo de placas infrabasais e alternam com placas parabasais e por fim no espaço entre as últimas existem mais cinco placas (placas radiais) (Moreira, 1994). Na parte superior do cálice está localizada a face oral que abriga a boca protegida por tegumento (Twenhofel & Shrock, 1935). Em vários taxa deste grupo o ânus possui a forma de um tubo (conhecido como proboscis ou tubo anal) localizado do lado anterior e sob placas calcárias (Twenhofel & Shrock, 1935). Os braços são compostos por peças calcárias seriadas e apêndices finos denominados pínulas que podem bifurcar-se e ramificar-se de forma muito complexa fazendo lembrar formas vegetais (Moreira, 1994).

Os crinoides são animais gregários vivendo em “campos” compostos por numerosos indivíduos e são seres suspensívoros, capturando o alimento em suspensão na água com os seus braços

(Carvalho, 2004). Os crinoides surgiram no Câmbrio e persistem aos dias de hoje e são conhecidos cerca de 1000 géneros das quais 625 espécies correspondem à atualidade (Jain, 2017).

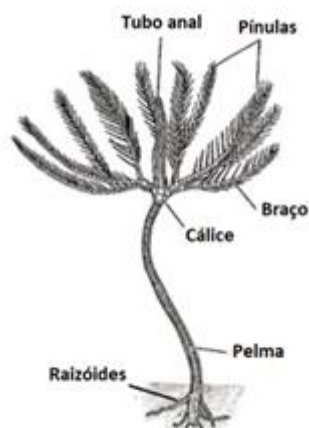


Figura 6.46 – Anatomia geral de um crinoide. (adaptado de Brusca & Brusca, 2004).

Nas jazidas devónicas estudadas surgem com frequência (exceto na jazida 1 de Rates) artículos isolados, a grande maioria deles de classificação muito difícil. Destaque para dois cálices isolados de *Tiaracrinus quadrifrons* descritos por Domingos *et al.* (2020a) em São Pedro da Cova e para artículos isolados dos géneros *Botryocrinus* (que surge em Rates pela primeira vez), *Cyclocaudex* (ou *Calleocrinus*, ou outro) e *Pentagonostipes* ou *Pentacauliscus* na jazida 2 de Rates. Segue-se a baixo uma lista dos espécimes diagnosticáveis com maior grau de confiança.

Rates (jazida 2):

***Botryocrinus* sp.**

Filo: Echinodermata Klein, 1734

Ordem: Cladida Moore & Laudon, 1943

Família: Botryocrinidae Wachsmuth & Springer, 1886

Género: *Botryocrinus* Angelin, 1878

Espécie: indeterminada

Este género de crinoide, descrito aqui pela primeira vez em Rates, está representado por artículos isolados (dois para ser mais exato) sendo que um deles corresponderá a uma espécie diferente (B). Este difere de A por possuir menos crénulas por área rénula e as rénulas entre as áreas petalóides vão da periferia da faceta até quase ao lumen. A classificação de ambos foi feita com

base em comparações com artículos descritos em Le Menn (1985) e com base numa comunicação pessoal com Sandro Scheffle.

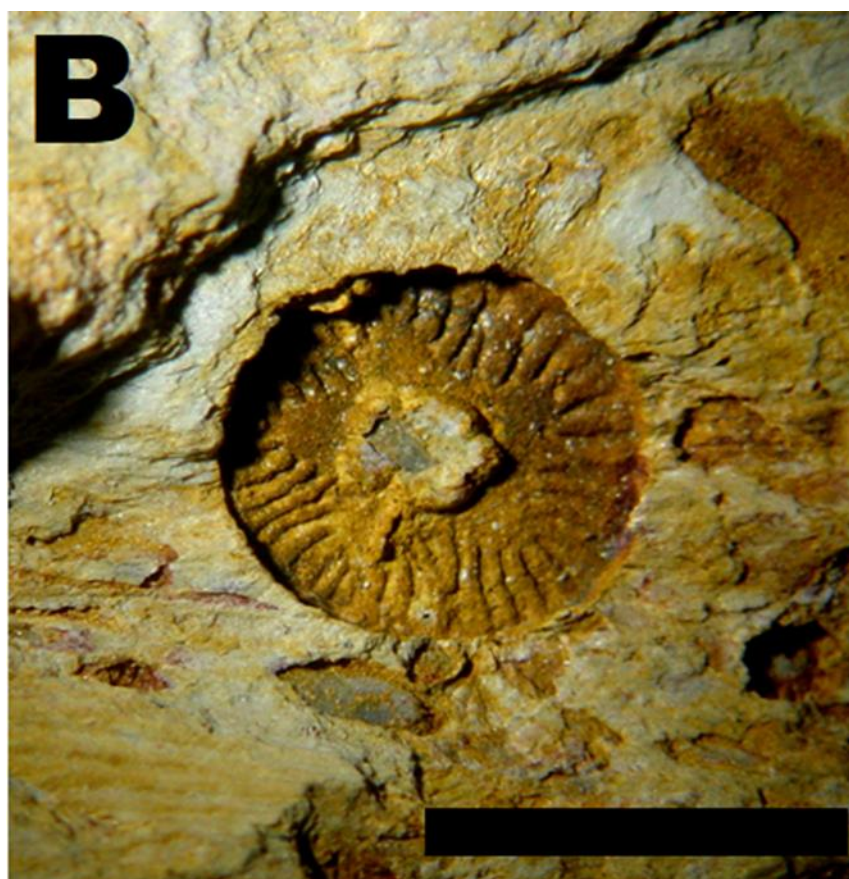
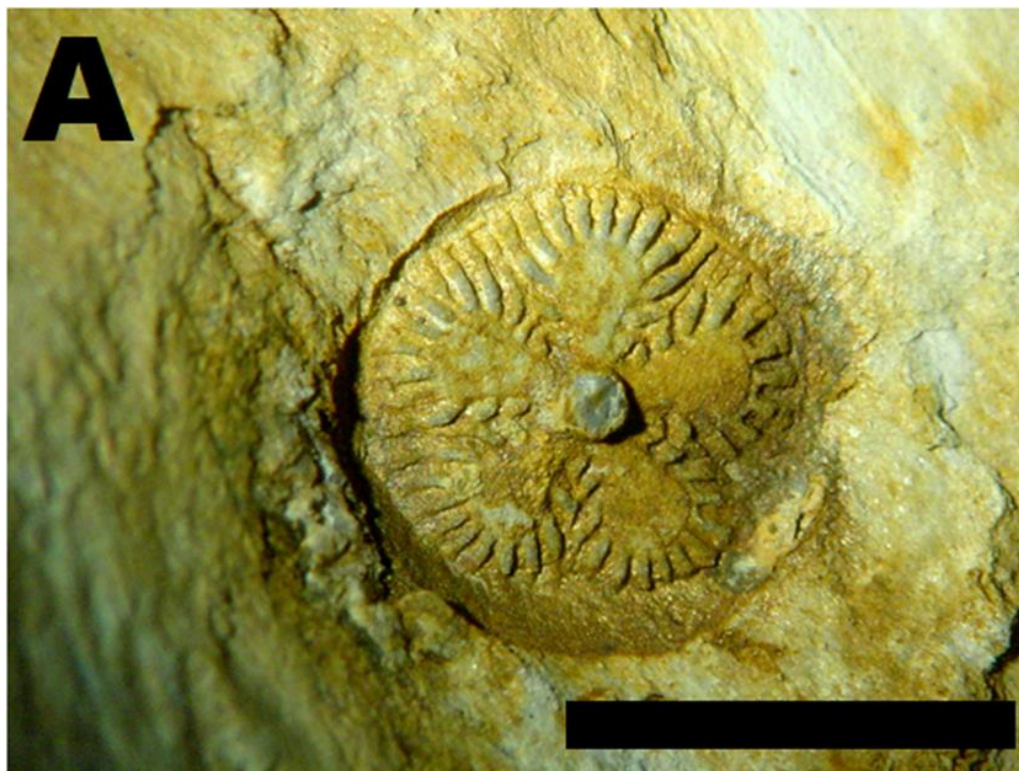


Figura 6.47 – Os dois espécimes de *Botryocrinus* sp. (A e B). Barras de escala correspondem a 50 mm.

***Pentacauliscus* (?) sp.? ou *Pentagonostipes* (?) sp.**

Um artículo isolado e deformado sugerindo os géneros *Pentacauliscus* ou *Pentagonostipes* com base em comparações com os trabalhos de Gluchowski (1993) e Prokop & Slámová (2012) e numa comunicação pessoal com o especialista Brasileiro Sandro Scheffle. Os géneros são semelhantes entre si. Devido à idade do afloramento em questão, decidiu-se atribuir este espécime ao género *Pentacauliscus*, sob reserva.



Figura 6.48 – Espécime de *Pentacauliscus* (?) sp. ou *Pentagonostipes* (?) sp. Barra de escala corresponde a 50 mm.

***Cyclocaudex* (?) sp.**

Filo: Echinodermata Klein, 1734

Ordem: *Incerta sedis*

Família: Cyclomischidae Moore & Jeffords, 1968

Género: *Cyclocaudex* Moore & Jeffords, 1968

Espécie: Indeterminada

Diagnose: crenularium muito amplo, com crénulas, aréola pequena ou inexistente ou com sua borda interna com características de perilúmen. Lúmen tipicamente pequeno de contorno circular,

mas pode ser de tamanho moderado e subpentagonal a fracamente quinquelobado (Moore, & Jeffords 1968).

Descrição: um articulo isolado, alongado por ação de deformação, dificultando a sua classificação exata. Crenularium amplo com crênulas. Auréola deformada juntamente com o restante artículo. Poderá pertencer ao género *Calleocrinus* ou outro género semelhante. Difícil de saber com certeza devido à deformação.

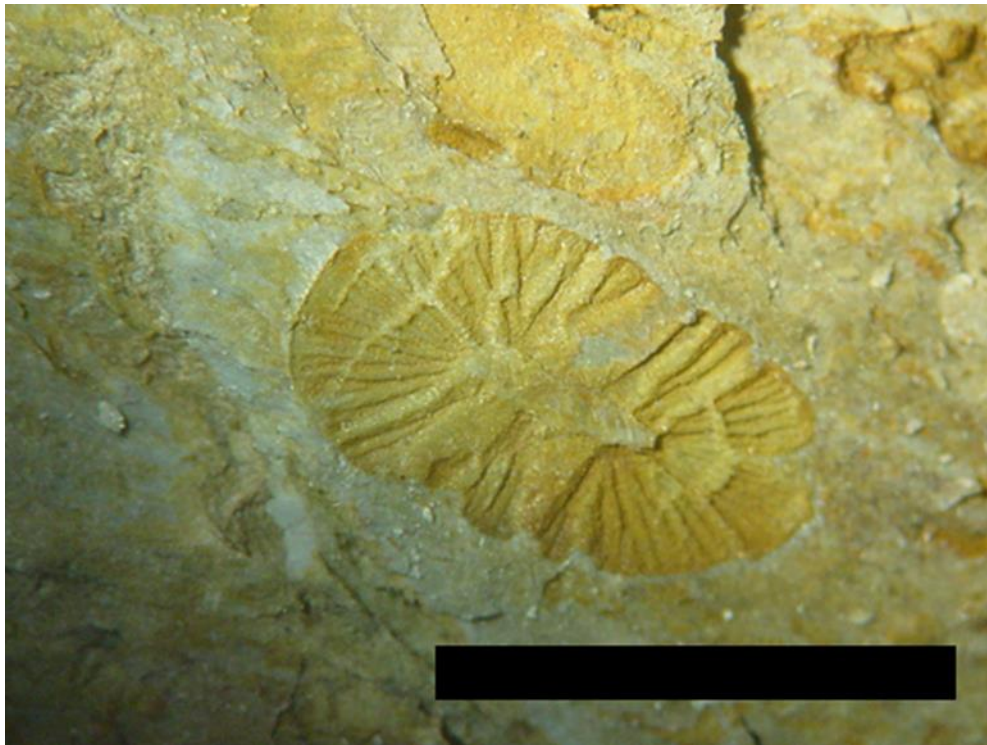


Figura 6.49 – Espécime de *Cyclocaudex* (?) sp. Barra de escala corresponde a 50 mm.

S. Pedro da Cova:

Tiaracrinus quadrifrons

Filo: Echinodermata Klein, 1734

Ordem: Disparida Moore & Laudon, 1943

Família: Zophocrinidae Miller, 1892

Género: *Tiaracrinus*, Schultze (1866)

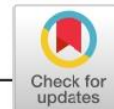
Espécie: *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866

Diagnose: cálice em forma de tigela com poucas costilhas relativamente grossas, curvas e planas. Canais radiais largos e profundos e um anel radial pronunciado (Hauser, 2008).

Descrição: dois cálices ligeiramente deformados e preservados sob forma de moldes internos. O espécime mais completo inclui ainda dois contramoldes onde se preservam as costilhas e o anel radial. Costilhas robustas e em menor numero quando comparado com outras espécies deste género. Anel radial bem pronunciado. Espécimes descritos em Domingos *et al.* (2020a) que se apresentam em seguida.

6.1.6.1. First occurrence of *Tiaracrinus* (Crinoidea, Zophocrinidae) in the Devonian of Iberia: Biostratigraphical, palaeoecological, and palaeogeographical implications.

A peculiaridade de um fóssil encontrado durante as escavações em São Pedro da Cova, ainda durante o decorrer da fase de trabalho de campo no Mestrado despertou um particular interesse no mesmo. A primeira tentativa de classificação resultou em “crinoide indeterminado”, no entanto uma nova tentativa de o classificar e já com a descoberta de um segundo espécime em fase de Doutoramento resultou na identificação dos espécimes como cálices de *Tiaracrinus quadrifrons*. Esta descoberta tornou-se ainda mais relevante quando se verificou que não existia qualquer registo deste género na Península Ibérica. Este facto, em conjunto com um terceiro espécime espanhol, doado pelo paleontólogo amador Felix Collantes levou à elaboração do artigo científico publicado na revista *Geological Journal*.



RESEARCH ARTICLE

WILEY

First occurrence of *Tiaracrinus* (Crinoidea, Zophocrinidae) in the Devonian of Iberia: Biostratigraphical, palaeoecological, and palaeogeographical implications

Rúben Domingos¹ | Pedro Correia² | Ary Pinto De Jesus³ |
Paulo Legoinha¹ | Pedro M. Callapez⁴

¹GEOBIOTEC, Earth Sciences Department, Faculty of Sciences and Technology, NOVA University Lisbon, Lisbon, Portugal

²Institute of Earth Sciences, University of Porto, Porto, Portugal

³Department of Geosciences, Environment and Spatial Planning, Faculty of Sciences, University of Porto, Porto, Portugal

⁴CITEUC, Department of Earth Sciences, University of Coimbra, Coimbra, Portugal

Correspondence

Rúben Domingos, GEOBIOTEC, Earth Sciences Department, Faculty of Sciences and Technology, NOVA University Lisbon, Lisbon, Portugal.
Email: domingos@campus.fct.unl.pt

Funding information

GeoBioTec (UIDB / 04035/2020) funded by Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT); CITEUC - Earth and Space Research Centre of the University of Coimbra funded by FCT (project UID/Multi/00611/2019) and through COMPETE 2020 (project POCI-01-0145-FEDER-006922), Grant/Award Number: POCI-01-0145-FEDER-006922; Fundação para a Ciência e a Tecnologia

Peer Review

The peer review history for this article is available at <https://publons.com/publon/10.1002/gj.3760>.

Handling Editor: X-D. Wang

Representatives of the crinoid genus *Tiaracrinus* are known from the Lochkovian to Eifelian (Early–Middle Devonian) of several countries, in Europe and North Africa. In this work, we describe the first occurrence of this taxon in the Devonian period of Iberian Massif (Iberia). Here, we report three specimens (two from the São Pedro da Cova region within Valongo anticline in northwestern Portugal and one from the Cantabrian Mountains in northern Spain), which are described to the type species *Tiaracrinus quadrifrons*. These new fossil findings provide new knowledge about the stratigraphic and geographic distribution of the genus *Tiaracrinus* and species *T. quadrifrons*. The co-occurrence of *T. quadrifrons* in the Devonian outcrops of Valongo anticline also more precisely constrains the Devonian formations in age (Emsian–Eifelian) in that Portuguese region. In the palaeoecological and palaeoenvironmental context, this species coexisted with other crinoid species and representatives of several other groups of marine benthic invertebrates in a shallow water coral reef environment, with oxygenated substrates and regular salinity levels (mixoeuhaline environment). In addition, the presence of fine sediments with ripples suggests a low velocity current enough to reorient concentrations of tentaculite shells.

KEYWORDS

biostratigraphy, Crinoidea, Devonian, Iberia, palaeobiogeography, *Tiaracrinus*, Valongo anticline

1 | INTRODUCTION

The genus *Tiaracrinus* Schultze, 1866 records a small group of Palaeozoic echinoderms with a rather unusual but interesting morphology, which has been scarcely found in mixed carbonate–siliciclastic facies rich on benthic assemblages from shallow water palaeoenvironments. The first fossils of *Tiaracrinus* discovered were described as true crinoids. However, some authors (e.g., Bather, 1900; Jaekel, 1899, 1918) opted to

classify them as Rhombifera (Blastozoa) or even as representatives of cystoids due to their peculiar anatomy. Other authors such as Frech (1902), Springer (1926), and Bassler (1938) reclassified them as belonging to Crinoidea.

In fact, the existence of tetrametric symmetry, the apparent absence of arms, and the presence of four fields with epispires (pores), giving it a blastoid appearance, make this genus unique among different crinoid taxa.

Tiaracrinus has been reported in several localities and countries of Europe (Czech Republic, Germany, and France) and North Africa (Morocco and Algeria; Klug, De Baets, Naglik, & Waters, 2014) where it comprises the following species, generally occurring between the Lochkovian and the Eifelian: *T. moravicus*, *T. ohlerti*, *T. quadrifrons*, *T. rarus*, *T. tetraedra*, and *T. jeanlemenni* (Hauser, 2008; Klug et al., 2014; Figure 1). All of them are only known for their calyxes, being the peduncle and arms unknown. Two additional species designated as *Tiaracrinus? obtusibrachialis* and *Tiaracrinus? aceribrachialis* were also described by Haude (1993) based on unusual arm structures of limbrachoids. However, further researches consider these two taxa as *nomina dubia* (Hauser, 2008; Klug et al., 2014). Kříž (1992) referred the genus to the Ludfordian (upper Silurian) maintaining the specimens in open nomenclature.

In this study, we notice the first occurrence of *Tiaracrinus* in the Iberian Massif and discuss the currently available data about the taxonomy, stratigraphy, and palaeobiogeography of several species included in this genus. We also provide insights on biostratigraphic age based on two specimens collected from Lower Devonian beds located near São Pedro da Cova, a well-known classical locality of the Valongo anticline in northwestern Portugal for the study of Palaeozoic fossil assemblages, together with an additional specimen collected from the Emsian of Polentinos, Palencia (northern Spain; Figure 2). Moreover, by combining sedimentary and palaeontological data (associated fauna), a tentative reconstruction of the palaeoenvironment where this crinoid lived is presented.

2 | GEOGRAPHICAL AND GEOLOGICAL SETTINGS

2.1 | São Pedro da Cova, Valongo anticline (NW Portugal)

The sampled outcrop is located near São Pedro da Cova, eastward of Oporto, in the inverse flank of the Valongo anticline in the northwestern Portugal, a large NNW-ESE Variscan recumbent fold with Palaeozoic deformed metasediments located in the Central Iberian Zone (Iberian Autochthonous Terrane; Figure 2). The Devonian-age faunal assemblages found in the stratigraphic succession of this area were referred by Carrington da Costa (1931), Carrington da Costa and Teixeira (1957), Medeiros, Pereira, and Moreira (1980), Freire (1981), Lemos de Sousa (1984), and Couto (1993). More recently, Dias, Araújo, Terrinha, and Kulberg (2013) presented an updated synthesis of the stratigraphy and main faunas.

The Valongo anticline includes a succession of low-grade metamorphic rocks, encompassing series from lower Cambrian, Ordovician, Silurian, and Lower Devonian. In the reverse limb of the anticline, there is a gradual transition from the Silurian to the Devonian, the Devonian series being generally more fossiliferous (Dias et al., 2013). This megastructure is an extension of the Devonian-age outcrops of Laundos and Guindões, attributed to the Lochkovian and Pragian, respectively (Lemos de Sousa, 1984). The lithostratigraphic setting

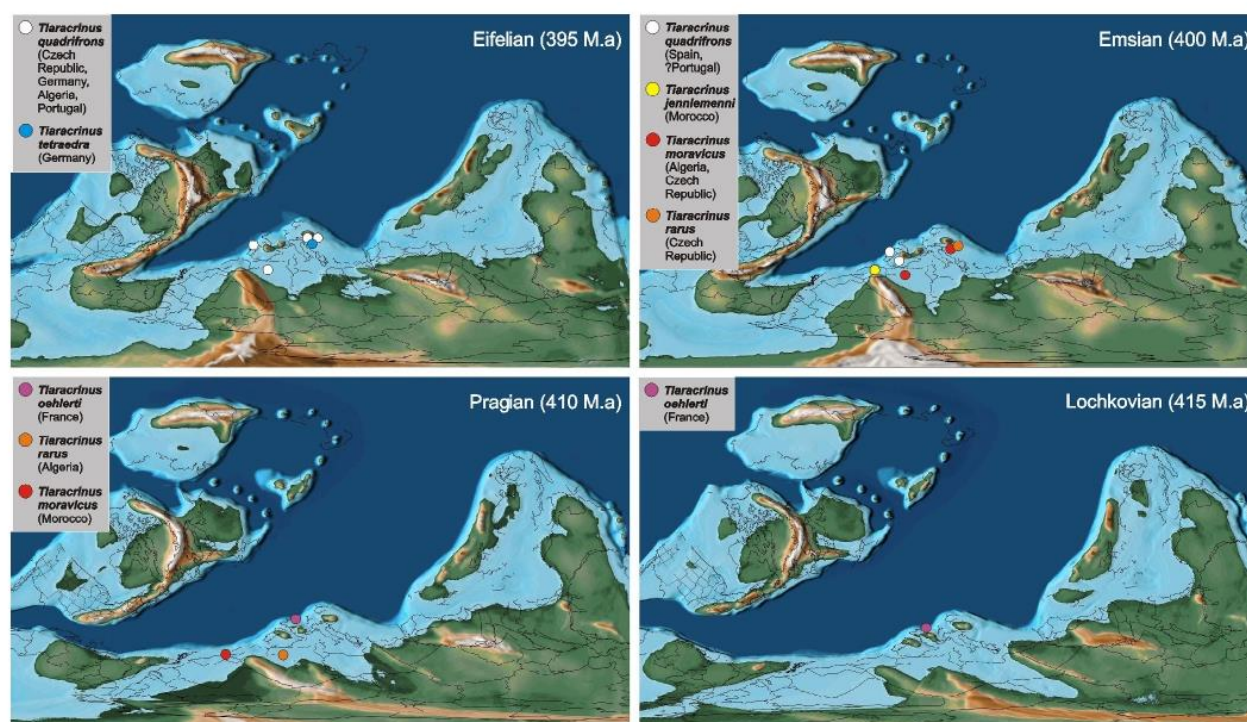
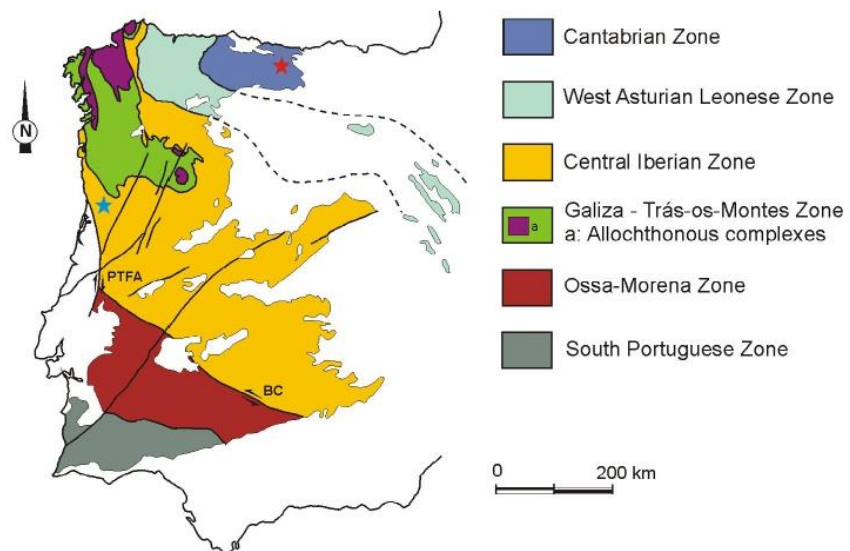


FIGURE 1 Maps with the stratigraphic and geographic distribution of the several known species belonging to genus *Tiaracrinus* Schultze, 1866 through the Lochkovian–Eifelian time interval. Distribution of *Tiaracrinus* species according to Hauser (2008) and Klug et al. (2014). Maps adapted from Scotese (2016) [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

FIGURE 2 Geographical map of the occurrences of *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866 in Iberia. Legend on the image: blue star is Valongo anticline, northwestern Portugal. Red star is Polentinos, Palencia, northern Spain. Modified from García-Alcalde et al. (2002) [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]



includes the Telheiras Formation and Sobrado Formation (Dias et al., 2013; Pereira, 1992).

The Telheiras Formation consists of two units:

1. The lower unit is a succession of metric beds of quartzite with graded and parallel stratification and intercalations of blackish-whitish phyllite and metarenite, overlain by decimetric- to metric-thick beds of whitish massive quartzite, micaceous clayey metagreywacke, metarenite, and dark micaceous phyllite, and, in the upper part of this pile, by metric beds of clayey quartzites and micaceous metarenites. The main paleontological content is an association of brachiopods, crinoid fragments, trilobites, and fish remains.
2. The upper unit, overlying a limonitic breccia (filling a fault box and cutting the lower unit), is composed of thick reddish arenite beds passing to the top to very fine strata of reddish, yellowish, or greyish. At the top of this unit, the sequence is cut by another limonitic breccia resulting from a tectonic accident (Dias et al., 2013).

Northwards of the Valongo anticline is the Sobrado Formation (Delgado, 1908; Dias et al., 2013; Pereira, 1992). It is constituted upwards by a succession of about 300 m of quartzite beds and alternations of psammities, shales, and greywackes, with the predomination of the alternations of psammities and shales, often dark. The lower part of this unit has been attributed to the Silurian (Dias et al., 2013; Oliveira, Pereira, Piçarra, Meireles, & Romão, 2000; Pereira, 1992).

The new specimens of *Tiaracrinus* described herein were collected in the lower part of the Telheiras Formation series.

2.2 | Polentinos, Cantabrian Mountains (NE Spain)

The sampled outcrop is located in the region of Polentinos (Palencia), in the northern Spain, within the Cantabrian Mountains (Cantabrian Zone; Figure 2) and consists mainly of rocks from the Silurian, Devonian, and

lower Carboniferous (Brouwer, 1964). The local stratigraphic succession includes the Lebanza, Abadía, and Polentinos formations (García-Alcalde, 2010) of the Polentinos Anticline. It was first defined by Binnekamp (1965) and later reviewed by Veen (1965) to include the calcareous members of Requejada and Polentinos. The latter unit was raised to formation rank by Jahnke, Henn, Mader, and Schweineberg (1983). This formation is highly tectonized throughout the region due to its poor competence and the geodynamic conditions of the domain (García-Alcalde et al., 2002). Its paleontological content consists mainly of tabulate corals, brachiopods, gastropods, ammonites, and trilobites (García-Bellido & Rigby, 2004).

After Jahnke et al. (1983) and García-Alcalde (2010), the Abadía Formation is composed of three members:

1. The Lower Abadía Member is constituted by 55 m of schists interbedded with some low fossiliferous siltstones, sandstones, and calcarenites.
2. The Requejada Member is a rhythmic succession of alternating fine nodular or pseudo-nodular limestones and bioclastic levels. These rocks are often decalcified and yellow, containing abundant fossils.
3. The Upper Abadía Member, also known as Capa de Vañes (e.g., Montesinos, 1991), consists of nearly 80 m of marls and shales with abundant paleontological content. In the uppermost part, it includes the Lezna Marlstone, with 15 m of interbedded nodular limestones and marly shales (García-Alcalde, 2010).

The specimen of *Tiaracrinus* from the Cantabrian Mountains was collected from the upper part of the Abadía Formation, more properly in the Upper Abadía Shale, just below the first beds of the Lezna Marlstone.

3 | MATERIAL AND METHODS

The studied Portuguese material comprises two incomplete specimens preserved in shales. Although well preserved, we report evidence of

slight deformation and some oxidation. They were collected as part of a large bulk sample with a diverse invertebrate fauna, including tabulate and rugose corals, brachiopods, fenestelid bryozoans, bivalves, oriented concentrations of tentaculites, and small trilobites. This faunal assemblage was found in a recently discovered fossil site, exposed in a succession of Devonian-age strata that outcrops in the locality of São Pedro da Cova, in the western flank of the Valongo anticline, in northwestern Portugal (location: 41°09'13",24 N; 008°29'48",77 W).

The Spanish specimen was found in the Emsian (Lower Devonian) of Polentinos, Palencia, by Felix Collantes, an amateur palaeontologist and fossil collector of Spain, who offered fossil sample to the authors for the study and publication. It was collected in the Abadía Formation, more precisely in the Upper Abadía Shale, below the Ledzna Member and a few metres above the Requejada Member. The outcrop from where this specimen was collected was studied by Smeenk (1983) who named it as "P16".

These fossils were cleaned and prepared at laboratory facilities of the University of Porto, using a vibrating tool and a binocular microscope with a Sony Cybershot digital photographic camera. Latex moulds were prepared and then exposed to magnesium oxide vapours to allow the observation of details that would otherwise have been overlooked. The specimens are deposited in the palaeontological collections of the Faculty of Science and Technology of the NOVA University Lisbon, under the catalogue numbers FCT-DCT-4638, FCT-DCT-4639, and FCT-DCT-4640. All studied specimens are conserved in perfect condition in the aforementioned institution, according to the rules established for the safeguarding and study of the palaeontological heritage.

4 | SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Systematic position according to Klug et al. (2014).

Phylum Echinodermata KLEIN, 1754.

Class Crinoidea MILLER, 1821.

Order Disparida MOORE & LAUDON, 1943.

Superfamily Belemnocrinaceae MILLER, 1883.

Family Zophocrinidae MILLER, 1892.

Genus *Tiaracrinus* SCHULTZE, 1886.

Type species

Tiaracrinus quadrifrons Schultze, 1866.

Type locality and stratum

From the locality of Nollenbach, probably from the Freilingen Formation, Nollenbach Member, Eifelian, Middle Devonian, Eifel, Germany (Hauser, 2008; Schultze, 1866).

Holotype

Deposited at the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington (USA) with the catalogue number USNM S2004.

Synonyms

Staurosoma rarum (= *Tiaracrinus rarus*); *Tiaracrinus soyei* (= *Tiaracrinus moravicus*).

Description of the genus

As symmetry elements, *Tiaracrinus* has three basal plates and four radials, defining its tetrameric symmetry of the calyx. The oral face is rarely preserved. The calyx has five different plates per circlet. At the base, there are three plates, the calyx being tetrametric. On the oral side, 13 fields with brachial platelets and eight inter-oral fields that surround the five oral plates can be observed (Le Menn, 1990). As calyx pores, there are four fields with epispires, which are considered plesiomorphic characteristics (Guensburg & Sprinkle, 2007). The number of arms is unknown, as well as the peduncle (Moore, Lane, Strimple, & Sprinkle, 1978), although Le Maître (1958a, 1958b, and 1958c) proposed 18 arms, based on 18 ditches in the oral face. Le Menn (1990) states that the structures observed by that author were only artefacts originated from erosion and suggested that the animal possessed perhaps five to eight arms based on the arrangement of oral, intercrural, and brachial plates and attributed limbrachoids from the Middle Devonian of Germany to this genus.

Tiaracrinus quadrifrons Schultze, 1866

1866 - *Tiaracrinus quadrifrons* sp. nov.: Schultze, p. 114 (adv. Pub.).

1867 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Schultze, p. 226, pl. 13, Figure 8.

1899 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Jaekel, p. 343.

1902 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Frech, pl. 27, figure 14.

1926 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Springer, p. 81, pl. 25, Figures 27–27c.

1938 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Bassler, p. 184.

1943 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Bassler & Moodey, p. 711.

1965 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Müller, p. 802, pl. 1, Figures 7–8.

1973 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Webster, p. 258.

1977 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Webster, p. 171.

1978 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Moore & Lane, in Moore & Teichert, p. T562, Figure 355–2.

1986 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Webster, p. 308.

1997 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Hauser, p. 105, pl. 73, figures 5–8.

2001 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Hauser, pp. 10, 28, 138, text-figures 1, 120, pl. 21, figure 3.

2008 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Hauser, p. 29, text-figures 59–60, 62, pl. 1, figure 7, pl. 6, figure 11, pl. 14, figures 5–6, pl. 15, figure 19.

non 1954 - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Le Maître, p. 2108. [= *Tiaracrinus rarus* (Barrande, 1887)].

non 1958b - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Le Maître, p. 135, pl. 1, figures 1–6. [= *Tiaracrinus rarus* (Barrande, 1887)].

non 1958c - *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866: Le Maître, p. 1068, figure 1. [= *Tiaracrinus rarus* (Barrande, 1887)].

Diagnosis

Bowl-shaped calyx with just a few relatively thick, curved, and flat ribs. Wide and deep radial channels and a pronounced radial ring (Hauser, 2008).

Description

FCT-DCT-4638 (Figure 3) consists of a three-dimensional internal mould, of a nearly complete calyx, which is relatively deformed. The specimen is still composed of two parts of external moulds. Arms and

peduncle are absent, although it is possible to observe the place where the articles constituting the peduncle would fit in one of the external moulds (radial ring). It has a calyx measuring 5.5–6.5 mm in height and 4–5 mm in width with 10 epispires plus 10 robust ribs

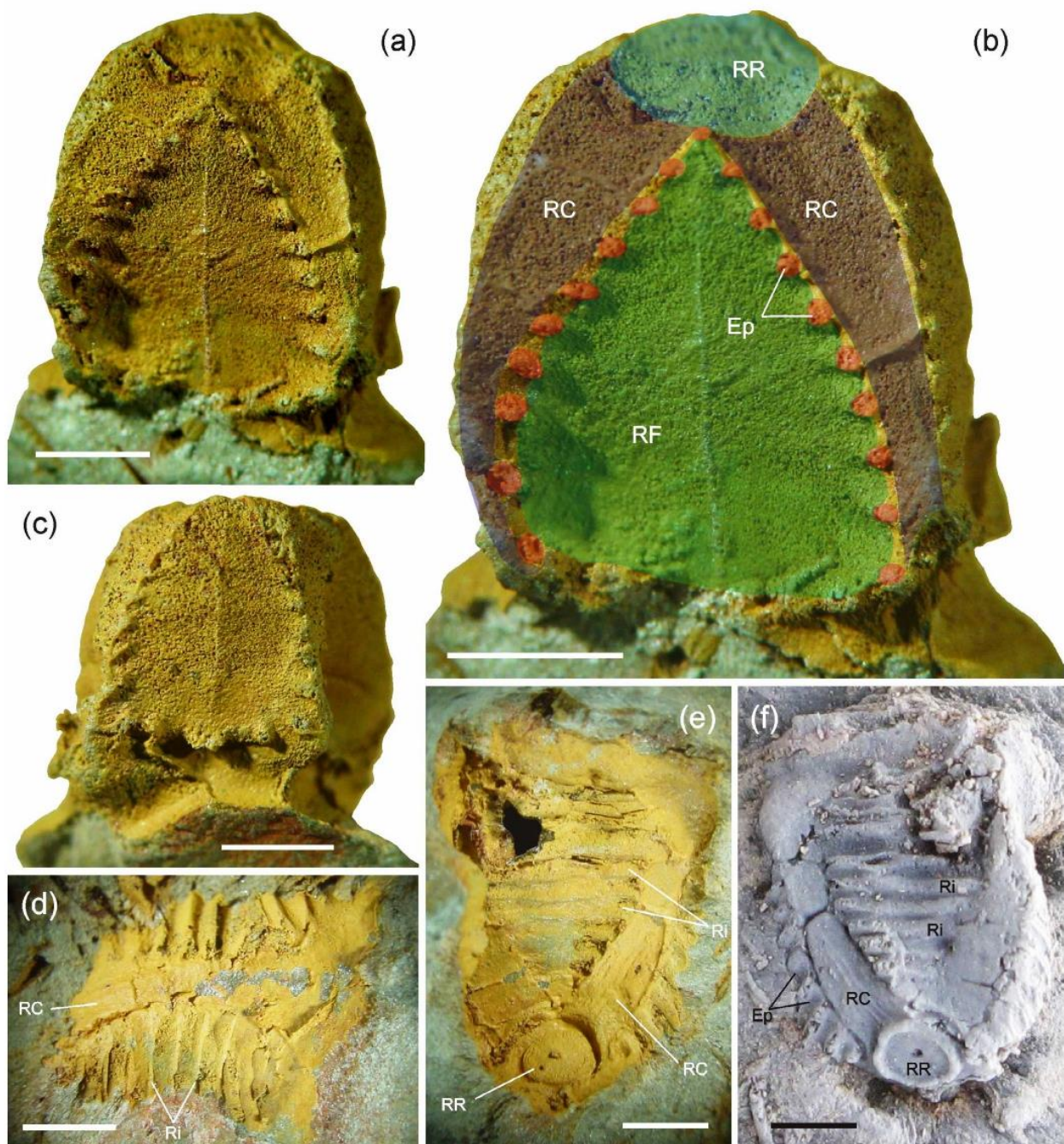


FIGURE 3 *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866 (specimen FCT-DCT-4638) from São Pedro da Cova, Valongo antedine, northwestern Portugal. (a) Overview of the internal mould. (b) The same specimen with the indicated anatomy. (c) Opposite view of the same specimen. (d) External mould showing the ribs of the surface in the opposite view of the same specimen (c). (e) Inner surface mould of the internal mould (a), showing ribs and radial ring. (f) Latex mould of the inner surface mould (e). Scale bars = 2 mm. Ep, epispires; RC, radial channels; RF, rib field; Ri, ribs; RR, radial ring [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

(features observed in the external moulds; radial channels broad at the base, narrowing considerably as they approach the oral surface; this last feature is the result of a taphonomic deformation of the specimen during burial and by tectonics). The oral surface is not preserved.

FCT-DCT-4639 (Figure 4) is an incomplete internal mould of the calyx with the oral surface absent. This specimen is 5.0–5.5 mm in height and 2.5–3.0 mm in width. It has eight epispires. Strong ribs are present, although poorly and partially preserved.

FCT-DCT-4640 (Figure 4) represents an internal calyx mould with missing oral surface. It has eight epispires. Ribs are absent. It also has a calyx measure of 2.8–3.0 mm in height and 3.0–3.2 mm in width and broad radial channels with constant width from the base to the oral surface.

Discussion

The ribs preserved in the external and internal moulds of the specimens FCT-DCT-4638 and FCT-DCT-4639 (Figures 3d,e and 4c) are closely similar those of species *Tiaracrinus quadrifrons*, although there are some similarities with the species *T. rarus*. This second species was described earlier as synonym of *T. quadrifrons*, but it was later redescribed as belonging to a distinct species

(Le Menn, 1990). The ribs of FCT-DCT-4638 are more robust and larger than those observed in specimens of *T. rarus* and resemble those found in calyxes of *T. quadrifrons*. A very pronounced radial ring present in FCT-DCT-4638 (Figure 3) reveals a strong similarity to *T. quadrifrons* (see diagnosis according to Hauser, 2008). The number of epispires observed in the two specimens seems to fit the expected values for *T. quadrifrons* (see Klug et al., 2014, Table 1). The ribs in FCT-DCT-4640 (Figure 4c) are not preserved, but its radial canals are very similar to those observed in *T. quadrifrons*. In addition, the number of epispires seems to resemble *T. quadrifrons*. Based on these morphological features, we think that the three specimens described above correspond to the species *T. quadrifrons*.

5 | PALAEOECOLOGY OF TIARACRINUS AND THE VALONGO FOSSIL ASSEMBLAGE

The overall morphology of this crinoid species is only partly known. Despite this constraint for interpretations about its functional morphology

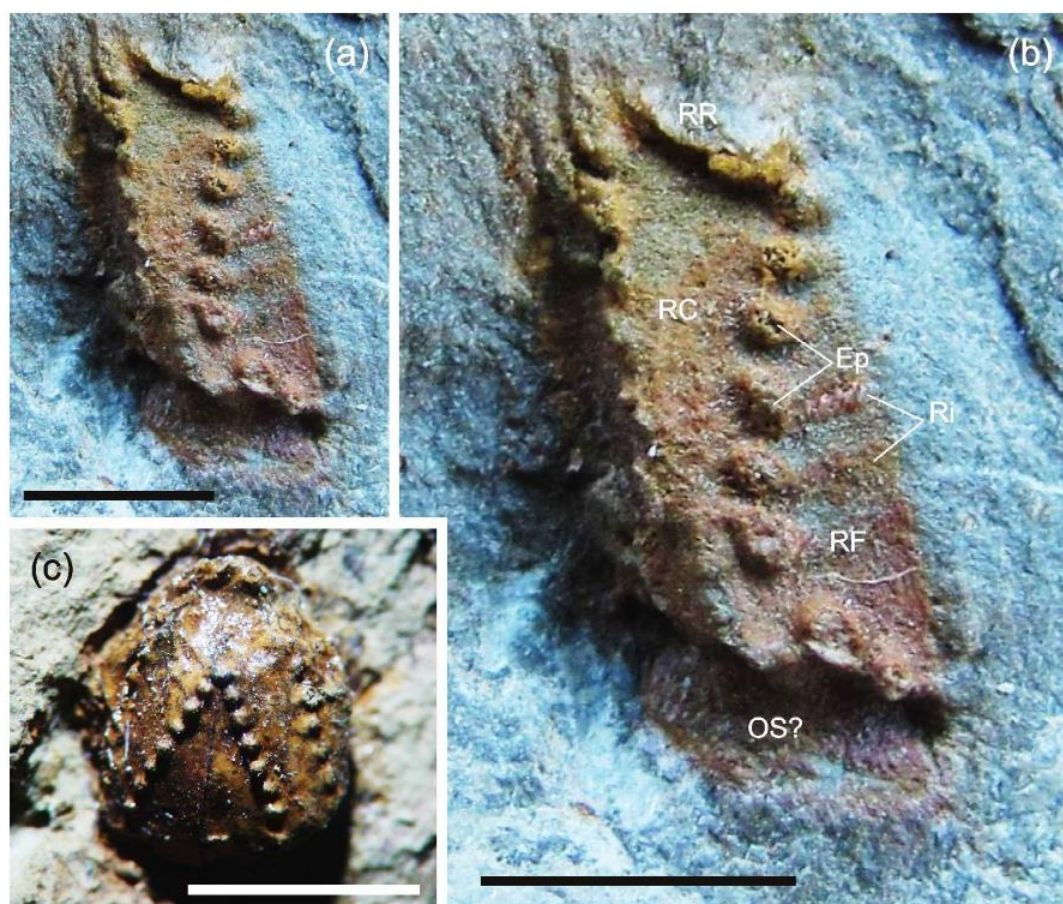


FIGURE 4 Portuguese (FCT-DCT-4639) and Spanish (FCT-DCT-4640) specimens of *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866. (a) Overview of the internal mould of FCT-DCT-4639. (b) Same specimen with enhanced anatomy. (c) Overview of the internal mould of FCT-DCT-4640. Scale bars = 3 mm. Ep, epispires; OS, oral surface; RC, radial channels; RF, rib field; Ri, ribs; RR, radial ring [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

and palaeoecology, it can be assumed that *T. quadrifrons* would have an ecological role analogous to other crinoids that shared its habitat.

A rich shallow water marine fauna coexisted with these crinoids in the Valongo anticlinal area, consisting of tabulate and rugose corals, fenestellid bryozoans, orthid and spiriferid brachiopods, protobranch and pteriomorphian bivalves, tentaculites, other crinoids, phacopinae and Asteropyginae trilobites, and phyllocarid-like arthropods. The relative abundance of these taxa in the fossil assemblage suggests that the local palaeoenvironment was dominated by epibenthic suspension feeders, with a smaller proportion of detritus feeders.

The studied environment was subject, just like any other marine ecosystems, to the simultaneous influence of several abiotic factors, such as luminosity, salinity, substrate, and drift and tidal currents, among others that conditioned the existence and relative abundance of the local communities, besides the biostratonomic imprint of the post-mortem remains. Thus, the presence of fine-grained sedimentation recorded by siltstone lithofacies with ripple marks suggests that shallow infralittoral bottom currents could be active. This range of values is enough to explain the occurrence of several reoriented concentrations of small tentaculite shells along N165°, suggesting the prevalence of littoral drift palaeocurrents in the palaeoenvironment.

The turbidity values were probably low, allowing the proliferation of stenotypic invertebrates represented by the corals and crinoids of the fossil association. Both lithofacies and the presence of comatulidae crinoids also support the hypothesis of a shallow environment, considering that this taxonomic group has been related to low depth inner shelf areas (Dodd & Stanton, 1990). The presence of crinoids also suggests a mixoeuhaline environment with normal salinity, according to the thalassic series (Por, 1972) because they are stenotypic invertebrates that just tolerate small variations in salinity due to their ambulacral systems.

The sedimentary data and the ecological requirements inferred from the fossil assemblage allow for supposing the record a shallow palaeoenvironment with fully marine conditions. The depositional setting

was related to an inner shelf area rimmed with small patch reefs (i.e., a shallow water coral reef environment) scattered over fine-grained soft substrates inside the photic zone (Figure 5). The drift and tidal currents were of low energy, although the coastal hydrodynamics was strong enough to form surfaces with ripple marks, mostly presenting slight asymmetrical flanks indicative of predominant constructive phases from unidirectional flows. The main orientation of the crests tends to be parallel to the axis of most oriented tentaculite shells, and the lee slope dipping southwestwards indicates that the main wave hydrodynamics vector was coming from the northeast. The substrates were of siliciclastic nature and muddy to silty-sandy grain size. The oxygenation levels at the surface and under the fluid-sediment interface made possible the establishment and proliferation of several taxonomic groups representative of the infauna and, especially of the epifauna, with vacuous and sessile species fixed by peduncles. Most species were suspension feeders, although it is permissible for other trophic types to be present.

Although further studies on other Devonian formations of the Iberian Autochthonous Terrane need to be carried out in future, cartographic and stratigraphic elements from the maps of the Geological Survey of Portugal seems to support the hypothesis that the outcrop here referenced to the Valongo anticline was part of the Lower Devonian basin margin. The stratigraphical polarity of the Devonian formations shows very clearly that the basin depocentre migrated northeastwards, becoming deeper as can be inferred by the presences of turbidite and wildflysch in those formations.

Also, southeastwards in the Lower Devonian formations, limestone are known to be present, probably indicating a carbonate platform (e.g., Gourvenec et al., 2010).

Thus, as a working hypothesis, from the analysis of the cartographic elements and related position and orientation, the Devonian basin margin characterized by the shallow water fossil assemblage with *Tiaracrinus* should be located at the southwest region becoming deeper northeastwards.

FIGURE 5 Proposed interpretive model (block diagram) of the living habitat of *Tiaracrinus quadrifrons* Schultze, 1866 and its associated Early Devonian benthonic marine community in region of São Pedro da Cova, northwestern Portugal. Legend on the image: (1) *T. quadrifrons* (Zophocrinidae). (2) Other crinoids (different taxa likely related to Mediocrinidae, Facetocrinidae, Allagecrinidae, Hexacrinidae, Flucticharaciidae, and Catillocrinidae). (3) Rugose corals. (4) Tabulate corals. (5) Orthid and spiriferid brachiopods. (6) Epibenthic-lifestyle bivalves. (7) Endobenthic-lifestyle bivalves. (8) Asteropyginae trilobites. (9) Phacopinae trilobites. (10) Tentaculites (with sedentary lifestyle according to Comell, Brett, & Sumrall, 2003). (11) Fenestellidae bryozoans. (12) Other bryozoans. (13) Ripple marks. No scale to image [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]



6 | BIOSTRATIGRAPHICAL AND PALAEOBIOGEOGRAPHICAL COMMENTS

The stratigraphic position referred to in the previous point matches with other data available from trilobites and brachiopods. Most of the trilobites here discovered belong to the suborder Phacopinae and have small eyes with few lenses. Due to its preservation, the identification of the genus is uncertain due to its taphonomy and deformation, but due to its morphology, we can assume that they can belong to the Emsian–Eifelian limit. The genus may correspond to *Eocryphops*, but the eyes seem to be situated a little farther from the glabella than is typical of that genus, but this may be due to deformation (or just interspecific variation; e.g., Holloway, 2005). The possible presence of the brachiopod genus *Nadiastrophia*? sp., or alternatively *Plectodonta minor*?, seems to support the same hypothesis concerning age.

T. quadrifrons has been reported from Czech Republic, Germany, and Algeria, where it is found in Eifelian units (lowermost Middle Devonian; Hauser, 2008). Its occurrence in the upper part of the Abadía Formation (Spain) seems to indicate that this taxon is already present in rocks older than previously thought, namely, in the Emsian (Lower Devonian). Consequently, the age of the deposit studied in São Pedro da Cova, where the Portuguese specimens were discovered, can be constrained to the Emsian–Eifelian interval (Figures 2 and 5).

7 | CONCLUSIONS

The first occurrence of the genus *Tiaracrinus* in the Iberian Massif is reported through the description of three new specimens collected from Devonian units of São Pedro da Cova (Valongo anticline, Portugal) and Polentinos (Palencia, Spain). Its morphological comparison with other representatives of this genus suggests that the Iberian specimens belong to the type species *T. quadrifrons* Schultze, 1866. This taxon has been considered as exclusive of the Eifelian. However, its occurrence in the Abadía Formation (Spain) led us to extend the range of this crinoid species to the Emsian. With this data and based on the possible occurrence of certain trilobite and brachiopod taxa (*Eocryphops*? sp. and *Nadiastrophia*? sp. or alternatively *Plectodonta minor*?), we can assume an age comprised between Emsian and Eifelian for the São Pedro da Cova's outcrops.

This unusual species coexisted with other crinoid species and representatives of several other groups of marine benthic invertebrates in a shallow water environment, with oxygenated substrates and regular salinity levels (mixoeuhaline environment). The presence of fine sediments with ripple marks suggests a low velocity current enough to reorient concentrations of tentaculite shells.

The results obtained in this study allow a better understanding of the dynamics of the marine ecosystems of the Devonian period of the Iberian Massif and their respective environments. Finally, the results of this study increase the palaeobiodiversity known in the Devonian period of the Iberian Massif.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to express their gratitude to Dr. William Ausich (School of Earth Sciences, Ohio State University, USA), Dr. Gary Webster (Department of Geology, Washington State University, USA), Dr. Juan Rustán (CONICET- National University of Córdoba, Argentina), Dr. Tatiana Modzalevskaya (Department of Stratigraphy and Palaeontology, Russian Geological Research Institute, Russia), Dr. Ulrich Jansen (Senckenberg Research Institute and Nature Museum, Germany), and Dr. David Holloway (Museum Victoria, Australia) for all the support provided and availability. The authors are also grateful to the Department of Geosciences, Environment, and Territorial Planning of the Faculty of Sciences of the University of Porto for providing the optics laboratory to observe the specimens and photograph them under binocular microscopy. They are also grateful to the Spanish collector, Felix Collantes, for kindly offering the specimen of *Tiaracrinus* from the Abadía Formation, for this study. The authors are grateful for the financial support of GeoBioTec (UIDB / 04035/2020) and CITEUC (UID / Multi / 00611/2019 and COMPETE2020-POCI-01-0145-FEDER-006922). Finally, the authors thank reviewers for their constructive comments on submitted manuscript.

CONFLICT OF INTEREST

We have no conflicts of interest.

ORCID

Rúben Domingos  <https://orcid.org/0000-0002-0373-9869>

Pedro Correia  <https://orcid.org/0000-0002-0573-7138>

Paulo Legoinha  <https://orcid.org/0000-0002-7592-7949>

Pedro M. Callapez  <https://orcid.org/0000-0002-6493-2208>

REFERENCES

- Bassler, R. S. (1938). *Pelmatozoa Paleozoica*. In: *Fossilium catalogus*, Quenstedt, W. (Ed). *Animalia*, W. Junk, Gravenhage, I (83), 194 pp.
- Bassler, R. S., & Moodey, M. W. (1943). Bibliographic and faunal index of Paleozoic pelmatozoan echinoderms: Geological Society of America Special Paper, 45, 734.
- Bather, F. A. (1900). The Pelmatozoa—Cystidea. In E. R. Lankester (Ed.), *A treatise on zoology*, 3: *Echinodermata* (pp. 38–77). London: A. & C. Black.
- Binnekamp, J. G. (1965). Lower Devonian brachiopods and stratigraphy of North Palencia (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, 33, 1–62.
- Brouwer, A. (1964). Deux faciès dans le Dévonien des Montagnes Cantabriques méridionales. *Breviora Geologica Asturica*, 8, 3–10.
- Carrington da Costa, J. (1931). *O Paleozóico Português (síntese e crítica)*. Universidade do Porto: PhD Thesis.
- Carrington da Costa, J., & Teixeira, C. (1957). Notícia explicativa da folha 9C (Porto) da Carta Geológica de Portugal à escala 1/50 000. *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 38 pp.
- Comell, S., Brett, C., & Sumrall, C. (2003). Paleoeology and taphonomy of an edrioasteroid dominated hardground association from Tentaculitid limestones in the early Devonian of New York: A Paleozoic rocky Peritidal community. *PALAIOS*, 18(3), 212–224.
- Couto, H. (1993). *As mineralizações de Sb-Au da região Dúrico-Beirã*. Universidade do Porto: PhD Thesis.
- Delgado, J. F. N. (1908). *Système Silurique du Portugal. Étude de stratigraphie paléontologique. Memórias e Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 245 pp.

- Dias, R., Araújo, A., Terrinha, P., & Kulberg, J. C. (Eds) (2013). *Geologia de Portugal*. Vol. I - Geologia Pré-mesozóica de Portugal. Escolar Editora, 807 pp.
- Dodd, J. R., & Stanton, R. J. (1990). *Paleoecology*. Concepts and applications. Wiley- Interscience Publication. 2nd. Edition. Wiley & Sons, New York, 502 pp.
- Frech, F. (1902). *Lethaea Geognostica oder beschreibung und abbildung der für die gebirgs formationen bezeichnendsten versteinerungen*. I (pp. 144–146). *Lethaea palaeozoica* & Tab; Echinodermen S. Stuttgart (Schweizerbart'sche): Theil.
- Freire, J. (1981). Bacia Carbonífera do Norte de Portugal. *Os Jazigos de São Pedro da Cova e Do Pejão. Estudos Notas e Trabalhos do Serviço de Fomento Mineiro*, 24 (1–4), 380 pp.
- García-Alcalde, J. L. (coordinator), Carls, P., Pardo Alonso, M. V., Sanz López, J., Soto, F., Truyols Massoni, M., & Valenzuela-Ríos, J. I. (2002). Devonian. In: *The Geology of Spain*, Gibbons W., & Moreno, T. (Eds). The Geological Society, London, 67–91.
- García-Alcalde, J. L. (2010). Givetian brachiopod faunas of the Palentian domain (N Spain). *Revista Española de Paleontología*, 25(1), 43–69.
- García-Bellido, D. C., & Rigby, J. K. (2004). Devonian and Carboniferous sponges from Spain. *Journal of Paleontology*, 78(3), 431–455.
- Gourvenec, R., Piçarra, M. J., Plusquellec, Y., Pereira, Z., Oliveira, T., & Robardet, M. (2010). Lower Devonian faunas and palynomorphs from the Dornes Syncline (Central Iberian Zone, Portugal): Stratigraphical and paleogeographical implications. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, Article 2010/09 (CG2010_A09), 1–10.
- Guensburg, T. E., & Sprinkle, J. (2007). Phylogenetic implications of the Protocrinoida: Blastozoans are not ancestral to crinoids. *Annales de Paléontologie*, 93, 277–290.
- Haude, R. (1993). Limbrachioide, ungewöhnliche Arme der bisher "armlosen" exotischen Seelilie *Tiaracrinus* (Devon; Rheinisches Schiefergebirge). *Göttinger Arbeiten Geologie Und Paläontologie*, 58, 87–96.
- Hauser, J. (1997). Die Crinoiden des Mittel-Devon der Eifler Kalkmulden: Privately published by author, 273 pp., 76 pls.
- Hauser, J. (2001). Neubeschreibung mitteldevonischer Eifel-Crinoiden aus der Sammlung Schultze (The Agassiz-Museum, Harvard University, Massachusetts, USA). - 199 S., 28 Taf., 126 Abb., 37 Tab.; Bonn (Eigenverlag).
- Hauser, J. (2008). Revision von *Tiaracrinus* (Crinoidea, Cladida) aus dem Paläozoikum der Eifel und dem Sauerland (Rheinisches Schiefergebirge), Massiv Armorica (Frankreich), Böhmen (Tschechien) und Nord-Afrika (Algerien), 1–8. Published by the author, Bonn.
- Holloway, D. J. (2005). The trilobite genera *Eocryphops* and *Plagiolaria* (Phacopidae). *Paläontologische Zeitschrift*, 79(2), 227–239.
- Jaekel, O. (1899). Referat über: Ch. Wachsmuth & Fr. Springer. The north American Crinoidea Camerata. *Neues Jahrbuch für Geologie Und Paläontologie*, 1899, 374–383.
- Jaekel, O. (1918). Phylogenie und system der Pelmatozoen. *Paläontologische Zeitschrift*, 1, 1–28.
- Jahnke, H., Henn, A., Mader, H., & Schweineberg, T. (1983). Silur und Devon im Arauz-Gebiet (Provincia de Palencia, N-Spanien). *Newsletters on Stratigraphy*, 13(1), 40–66.
- Klug, C., De Baets, K., Naglik, C. J., & Waters, J. (2014). A new species of *Tiaracrinus* from the latest Emsian of Morocco and its phylogeny. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(1), 135–145.
- Kříž, J. (1992). Silurian field excursions: Prague Basin (Barrandian), Bohemia. *National Museum of Wales, Geological Series*, 13, 1–111.
- Le Maître, D. (1954). Echinodermes nouveaux du Devonien sudoranaïs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 238 (21), 2107–2108.
- Le Maître, D. (1958a). Contribution a l'étude des faunes dévoniennes d'Afrique du Nord, I Echinodermes. *Bulletin du Service de la Carte Géologique de l'Algérie (n. s.)*, 20, 113–154.
- Le Maître, D. (1958b). Contribution a l'étude des faunes dévoniennes d'Afrique du Nord, I Echinodermes. *Publications du Service de la Carte Géologique de l'Algérie, Bulletin*, 20, 114–151.
- Le Maître, D. (1958c). Sur le genre *Tiaracrinus* Schultze. *Comptes Rendus de l'Académie des. Sciences*, 246(7), 1068–1071.
- Le Menn, J. (1990). Les calices du genre *Tiaracrinus* (Crinoidea, Inadunata) dans l'Emsien d'Algérie et du Massif Armoricaïn. *Geobios*, 23, 161–167.
- Lemos de Sousa, M. J. (1984). Aditamento relativo ao Carbonífero. In: *Noticia Explicativa da folha 9-D (Penafiel) da Carta Geológica de Portugal na escala 1/50 000*, Medeiros, A.C., Pereira, E., & Moreira, A. (Eds). Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 46 pp.
- Medeiros, A., Pereira, A., & Moreira, A. (1980). *Notícia explicativa da folha 9-D (Penafiel), da Carta Geológica de Portugal na escala 1/50 000*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 46 pp.
- Montesinos, J. R. (1991). Ammonoideos de las Capas de Vañes (Formación Abadía, Devónico Inferior) del Dominio Palentino (Palencia, NO de España). *Cadernos del Laboratorio Xeológico de Laxe*, 16, 193–201.
- Moore, R. C., Lane, N. G., Strimple, H. L., & Sprinkle, J. (1978). Order Disparida. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part T: Echinodermata 2 (2), T520–T564, Moore R. C., & Teichert, C. (Ed). Geological Society of America and University of Kansas, Boulder, Lawrence.
- Müller, H. (1965). Zur Stratigraphie der Eifel-/Givet-Grenze im östlichen Sauerland. - IN: *Das Mitteldevon des Rheinischen Schiefergebirges. Fortschritte in der Geologie von Rheinland Und Westfalen*, 9, 755–806.
- Oliveira, J. T., Pereira, Z., Piçarra, J. M., Meireles, C., & Romão, C. (2000). The Devonian of Portugal: An overview. In *VIII international meeting of IGCP project 421 (IUGS/UNESCO)* (pp. 1–4). Pre-meeting field trip: Portugal, Évora.
- Pereira, E. (Coord.) (1992). *Carta Geológica de Portugal na escala 1/200 000, Notícia Explicativa da Folha 1*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 83 pp.
- Por, F. D. (1972). Hydrobiological notes on the high-salinity waters of the Sinai peninsula. *Marine Biology*, 14(2), 111–119.
- Schultze, L. (1866). Monographie der Echinodermen des Eifler-Kalkes. *Denkchrift Königlich Akademie der Wissenschaften, Mathematics Hnaturowissenschaft Lichen Classe*, 26, 113–230.
- Scotese, C. R. (2016). *PALEOMAP PaleoAtlas for Gplates and the PaleoData plotter program*, PALEOMAP Project, <https://www.earthbyte.org/paleomap-paleoatlas-for-gplates/>.
- Smeenk, Z. (1983). Devonian trilobites of the southern Cantabrian Mountains (northern Spain) with a systematic description of the Asteropyginae. *Leidse Geologische Mededelingen*, 52, 282–511.
- Springer, F. (1926). American Silurian crinoids. *Smithsonian Institution Publication* 2871, 1–239.
- Veen, J. V. (1965). The tectonic and stratigraphic history of Cardano area, Cantabrian Mountains. *Northwest Spain. Leidse Geologische Mededelingen*, 35, 45–104.
- Webster, G. D. (1973). Bibliography and index of Paleozoic crinoids, 1942–1968. *Geological Society of America, Memoir*, 137, 341.
- Webster, G. D. (1977). Bibliography and index of Paleozoic crinoids, 1969–1973. Geological Society of America, microform publication 8, 235 pp. In 3 cards.
- Webster, G. D. (1986). Bibliography and index of Paleozoic crinoids, 1974–1980. Geological Society of America, microform publication 16, 405 pp. In 5 cards.

How to cite this article: Domingos R, Correia P, Pinto De Jesus A, Legoinha P, Callapez PM. First occurrence of *Tiaracrinus* (Crinoidea, Zophocrinidae) in the Devonian of Iberia: Biostratigraphical, palaeoecological, and palaeogeographical implications. *Geological Journal*. 2020;1–9. <https://doi.org/10.1002/gj.3760>

Portalegre:

***Botryocrinus* (?) sp.**

Descrição: vários espécimes representados por artigos que apresentam semelhanças com o género *Botryocrinus* no entanto o mau estado de conservação dos espécimes aqui descobertos não permite ter a certeza.

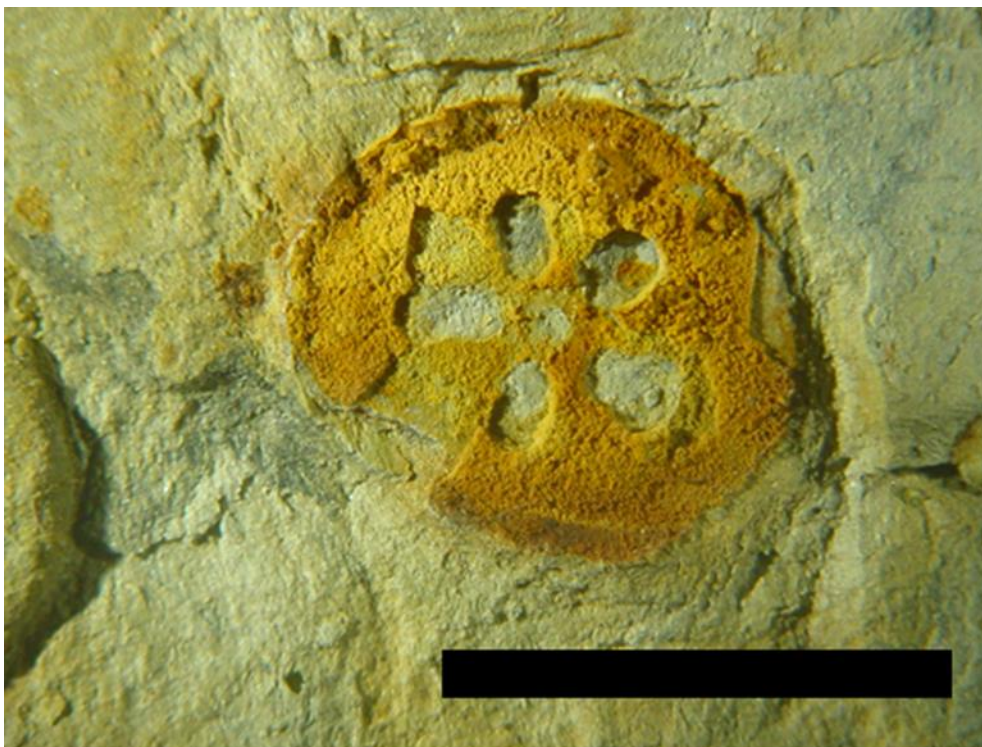


Figura 6.50 – Um exemplo dos vários artigos possivelmente pertencentes ao género *Botryocrinus* (?) Barra de escala corresponde a 50 mm.

6.1.7. Arthropoda

Com cerca de 1 a 2 milhões de espécies, este Filo é o mais diversificado do planeta e colonizou todos os tipos de ambientes (El-Sorogy *et al.*, 2015). Este grande grupo descrito por von Siebold, em 1848 (Cousteau, 2007), inclui a extinta Classe Trilobita (trilobites e afins) e outras ainda com representantes atuais: Myriapoda (centopeias e milípedes), Chelicerata (aranhas, escorpiões, etc.), Hexapoda (insetos) e Crustacea (caranguejos, lagostas, etc.) (Pisani, 2009). Seguindo a mesma bibliografia os artrópodes são caracterizados por possuírem um exosqueleto quitinoso e proteico (mais ou menos incrustado por carbonato de cálcio ou fosfato de cálcio (Carvalho, 2004), articulado e segmentado (metamérico), onde associado a cada um destes surge um par de apêndices articulados. O número destes pode variar e tem como função a locomoção embora em alguns casos possam modificar-se para formarem pinças (alimentação) ou órgãos sensoriais (antenas) (Cousteau, 2007).

O Filo Arthropoda está representado no Devónico português por trilobites e filocarídeos, seres pertencentes a subclasse Crustácea (Davie, 2001). O grupo surge com frequência em várias regiões da Zona Centro-Ibérica, como se destaca no trabalho de Mellado & Thadeu (1947) sobre as trilobites do Devónico Inferior. Já os Phyllocarida são raros e surgem principalmente no Lockhoviano de Laúndos associados a restos de vertebrados (Priem, 1911; Burrow, 2017).

A Classe Trilobita (Fig. 6.51) encontra-se restrita ao Paleozoico e foi descrita por Walch (1771) (Couto & Lourenço, 2011). Eram animais marinhos com um grande nível de diversidade e com um tremendo sucesso evolutivo, conhecendo-se cerca de 1500 géneros repartidos ao longo da Era paleozoica (Clarkson, 1998). As primeiras trilobites surgiram no Câmbrio Inferior, atingindo o seu apogeu no Ordovícico para entrarem em declínio no Devónico Superior e finalmente extinguírem-se no final do Pérmico (Couto & Lourenço, 2011). Assim como outros artrópodes, as trilobites possuíam apêndices articulados que raramente surgem no registo fóssil (Moreira, 1994). A sua carapaça, por outro lado, é encontrada com elevada frequência, em parte devido ao processo de exúvio (processo de mudança de carapaça pela qual a grande maioria dos artrópodes passa durante o seu crescimento) que pode originar fósseis de várias partes isoladas do exosqueleto (Couto & Lourenço, 2011).

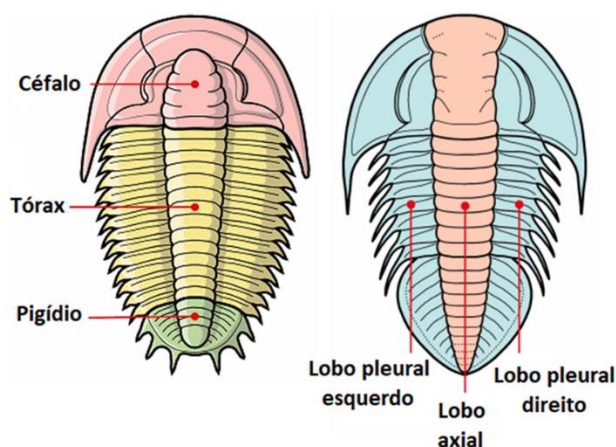


Figura 6.51 – Anatomia simplificada da carapaça de uma trilobite (adaptado de Gon III, 2009).

A carapaça é constituída por quitina saturada com calcite e fosfato de cálcio e lâminas delgadas indicam que é composta por três camadas: uma fina camada externa escura, uma intermédia espessa e por fim uma interna, fina e transparente (El-Sorogy *et al.*, 2015). Está dividida em três partes, céfalo, tórax e pigídio, daí o nome trilobite (Couto & Lourenço, 2011). O céfalo (também conhecido como escudo cefálico ou escudo da cabeça) apresenta um par de olhos compostos (Jain, 2017) e apresenta uma configuração em meia-lua com um rebordo liso (limbo) que em muitos taxa se prolonga para trás, formando um par de pontas genais alongadas (Moreira, 1994). É formado por uma única placa constituída por segmentos fundidos (Clarkson, 1998). Os órgãos internos encontram-se, na generalidade, reunidos nesta região do corpo e é aqui que se localizam

também certas linhas onde a carapaça é mais frágil (suturas cefálicas) que parecem servir para facilitar o exúvio (Clarkson, 1998). No centro encontra-se a glabella, uma região central proeminente separada das partes laterais (genas) que podem ser livres, quando localizadas externamente à sutura facial, ou fixas quando posicionadas internamente, em contacto com a glabella, formando o cranídeo (Carvalho, 2004). As facetas estão divididas por uma sutura (facial) oblíqua cujo tamanho e a forma corresponde a um importante elemento de classificação (Moreira, 1994), existindo quatro tipos principais de sutura facial: marginal, propariana, gonatopariana e opsitopariana (Carvalho, 2004). Os olhos [algumas trilobites são desprovidas de olhos, sendo por isso cegas (Couto e Lourenço, 2011)] estão presentes nos lóbulos laterais que podiam ser de dois tipos: holocroais ou esquizocroais (este ultimo tipo era mais frequente) (Carvalho, 2004). No Céfalo estavam ainda presentes diversos apêndices (antenas e aparatos de alimentação) que apenas surgem no registo fóssil em condições muito específicas (Carvalho, 2004). Na face ventral existe o hipostoma, uma placa cuja função é proteger as peças bocais do animal (Carvalho, 2004). O tórax é composto por segmentos [dois a 61, embora, na maioria das espécies, varie entre dois a 16 segundo Whittington (1997)] que são rígidos sobre estes e frágil nas articulações que permitem o enrolamento do animal que por sua vez seria a resposta a mudanças ambientais bruscas ou ao ataque de predadores (Couto & Lourenço, 2011). Por fim o Pigídio pode ser constituído por um único segmento ou ir até aos 30 (El-Sorogy *et al.*, 2015). Este pode ser de quatro tipos quanto ao tamanho em relação ao Céfalo: micropígica (pigídio muito pequeno), subisopígica (pigídio pequeno), isopígica (de igual tamanho) ou macropígica (pigídio grande) (Gon III, 2009).

O tamanho das trilobites varia normalmente entre os três e os dez centímetros, no entanto algumas podiam ir de apenas seis milímetros a quase um metro de comprimento (Couto & Lourenço, 2011). Nas jazidas estudadas as trilobites surgem na maioria dos locais (exceto a jazida 1 de Rates e Dornes). Em S. Pedro da Cova surgem com especial frequência. A grande maioria é pertencente à subfamília das Phacopinae, embora também existam trilobites Asteroispyginae. Os espécimes de Phacopinae, em S. Pedro da Cova, apresentam, na sua maioria, olhos de reduzidas dimensões e poucas lentes, e podem corresponder ao género *Eocryphops*? No entanto, os seus olhos encontram-se posicionados mais longe da glabella do que é típico para este género, mas tal pode dever-se a variação interespecífica ou deformação (e.g., Holloway, 2005). Os exemplares de Asteroispyginae estão representados por pigídios ornamentados com espinhos e são encontrados em S. Pedro da Cova e na jazida 2 de Rates. Em ambos os locais é impossível classificar estes espécimes devido à sua história tafonómica desfavorável, em que se inclui distorção induzida pela deformação tectónica. Em Portalegre foram descobertos fragmentos indeterminados de Phacopinae e Acastidae.

Rates (jazida 2):

Phacopinae

Filo: Arthropoda von Siebold, 1848

Ordem: Phacopida Salter, 1864

Família: Phacopidae Hawle & Corda, 1847

Subfamília: Phacopinae Hawle & Corda, 1847

Gênero: indeterminado

Espécie: indeterminada

Descrição: pigídio isolado preservado sob forma de molde interno e bastante mal preservado e deformado.



Figura 6.52 – O único pigídio de trilobite Phacopinae encontrada na jazida 2 de Rates. Barra de escala corresponde a 1 cm.

Asteropyginae

Filo: Arthropoda von Siebold, 1848

Ordem: Phacopida Salter, 1864

Família: Acastidea Delo, 1935

Subfamília: Asteropyginae Delo, 1935

Género: indeterminado

Espécie: indeterminada

Descrição: dois pigídios bastante fragmentários, identificados como Asteropyginae sobretudo devido aos espinhos que nestes espécimes se encontram preservados de forma parcial. Apresentam semelhanças com espécimes observados no Museu Geológico de Lisboa.

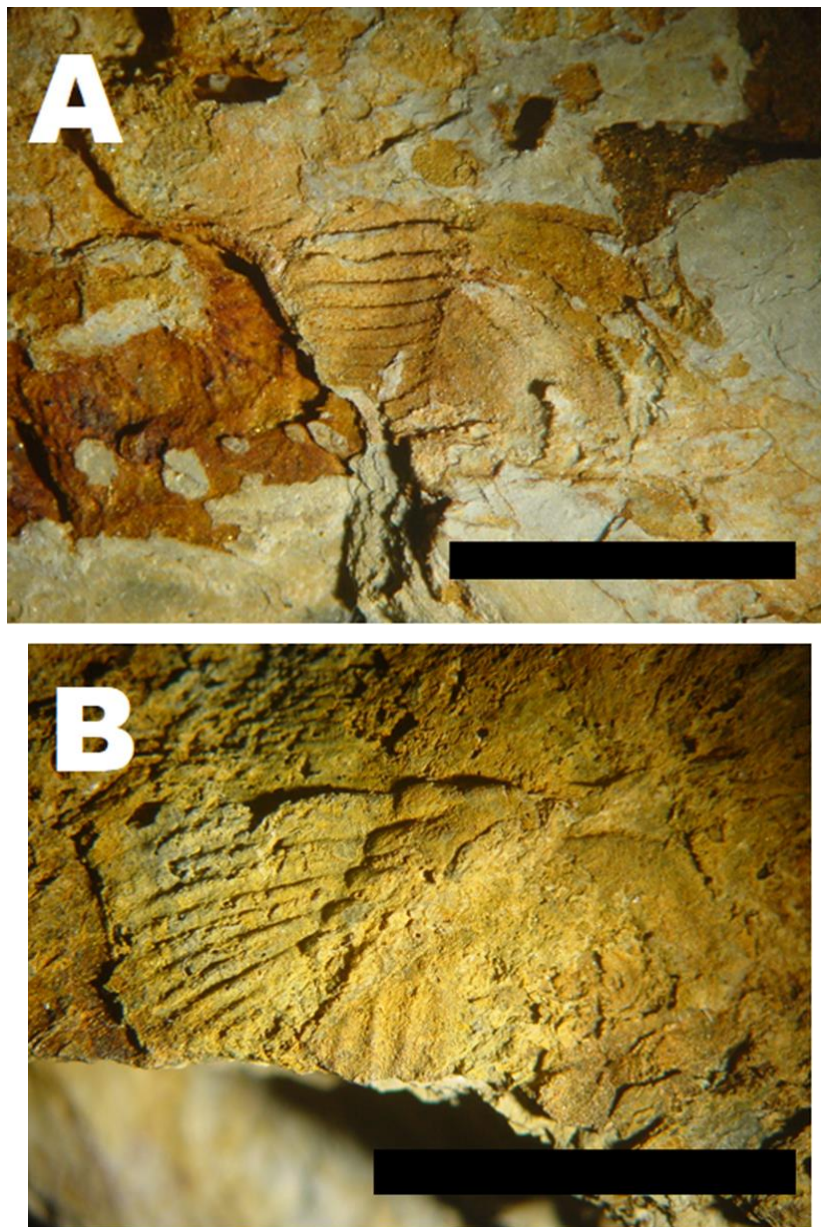


Figura 6.53 – Pigídios de Asteropyginae indeterminadas. Barras de escala correspondem a 1 cm.

S. Pedro da Cova:

Eocryphops (?) sp.

Filo: Arthropoda von Siebold, 1848

Ordem: Phacopida Salter, 1864

Família: Phacopidae Hawle & Corda, 1847

Género: *Eocryphops* Richter & Richter, 1931

Espécie: indeterminada

Diagnose: dimensões reduzidas a moderadas. Lobo composto da glabela moderadamente a fortemente convexo. Borda anterior ligeiramente saliente. Sulco axial muito bem na frente de L1. S1 desviado para a frente adaxialmente e obsoleto medialmente. L1 com depressão relativamente ampla região entre o nó lateral e mediana com uma dilatação fortemente elevada que parece estar ligada a parte traseira do lobo composto. Bochecha mais estreita do que a glabela no anel occipital. Olhos bastante reduzidos, situados baixos na frente de campo genal inflado, com borda inferior dentro ou logo acima da borda do sulco lateral. Comprimento do olho maior ou igual a comprimento postocular do campo genal. Sulco palpebral profundo, ligeiramente convexo adaxialmente. Lobo palpebral muito estreito, formando parte da borda convexa que circunda a superfície visual. Superfície visual elíptica ao subquadrada em contorno, com 9-19 lentes de tamanho um tanto irregular, dispostas em filas verticais irregulares de 1 a 4 lentes cada. Sulco de fronteira lateral profundo, no cruzamento com sulco pós-ocular abruptamente para cima para encontrar o sulco da borda posterior. Borda lateral expande-se fortemente para trás e bem arredondada. Sem cume marginal. Margem cefálica truncada ou em forma de baia no ângulo genal. Sulco vincular entalhado lateralmente, profundo medialmente. Pigídio com eixo tão largo ou quase tão largo anteriormente quanto máximo da largura pleural. Escultura de tubérculos grossos e lisos no lobo composto da glabela e campo genal. Parte medial da duplicação cefálica com grânulos finos e densos posteriormente, graduando-se em grânulos escamosos e cristas anteriormente e na parte lateral da dobradura. Pigídio liso ou pouco tuberculado (Holloway, 2005).

Descrição: vários espécimes representados sobretudo por céfalos incompletos a quase completos e muitas vezes bastante deformados e oxidados. Dois exemplares quase completos, mal conservados, muito comprimidos lateralmente e oxidados. Os olhos (do tipo esquizocroal) destes exemplares encontram-se situados mais atras do que é típico deste género; no entanto tal pode dever-se a deformação ou a variação interespecífica. Estes espécimes distinguem-se do género *Plagiolaria* por possuírem olhos maiores que este género. Classificações efetuadas com base na comparação com exemplares descritos por Holloway (2005) e com a ajuda dos especialistas, Catherine Crônier, Juan Rustán, David Holloway, Martin Basse e Raimund Feist.

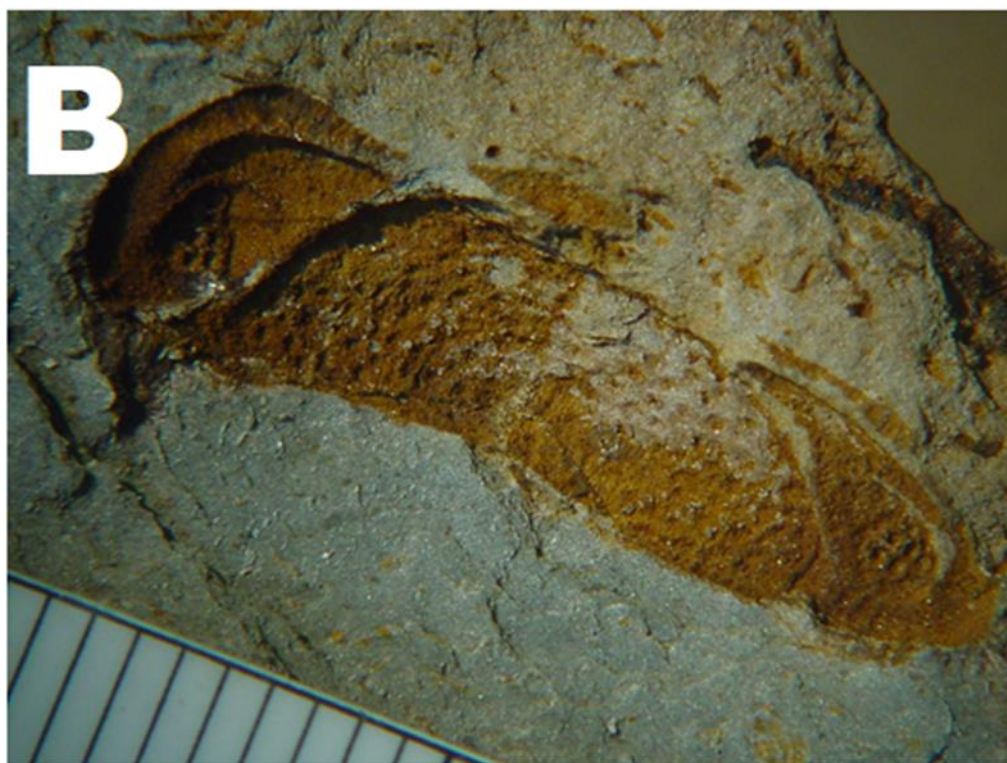
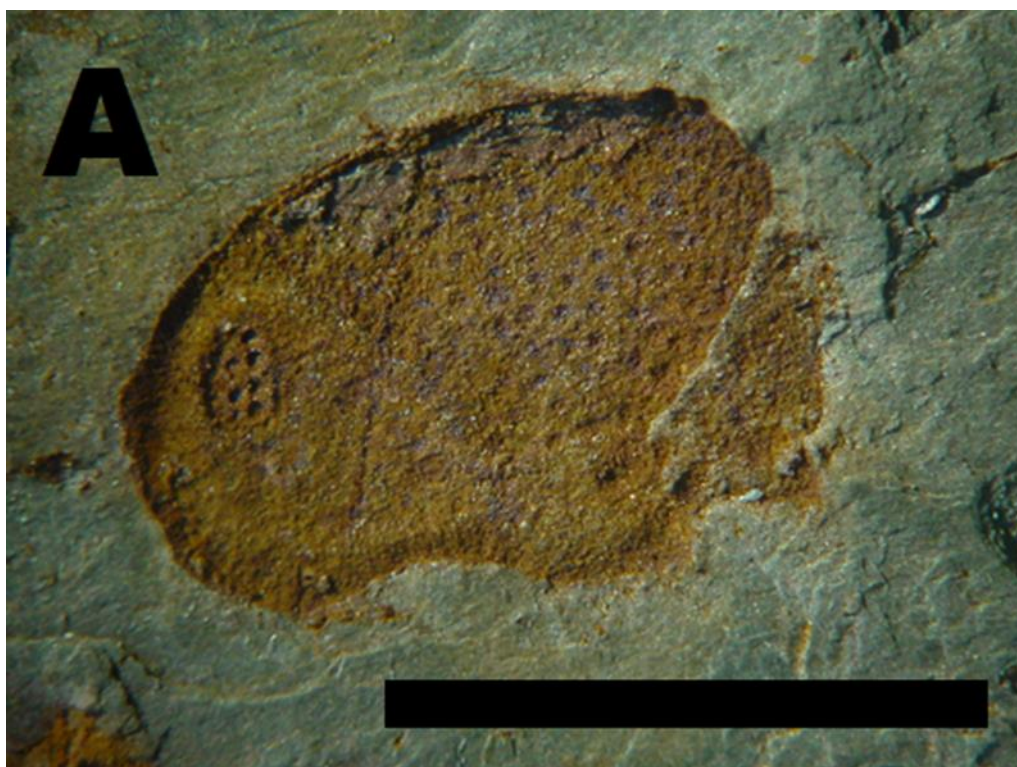


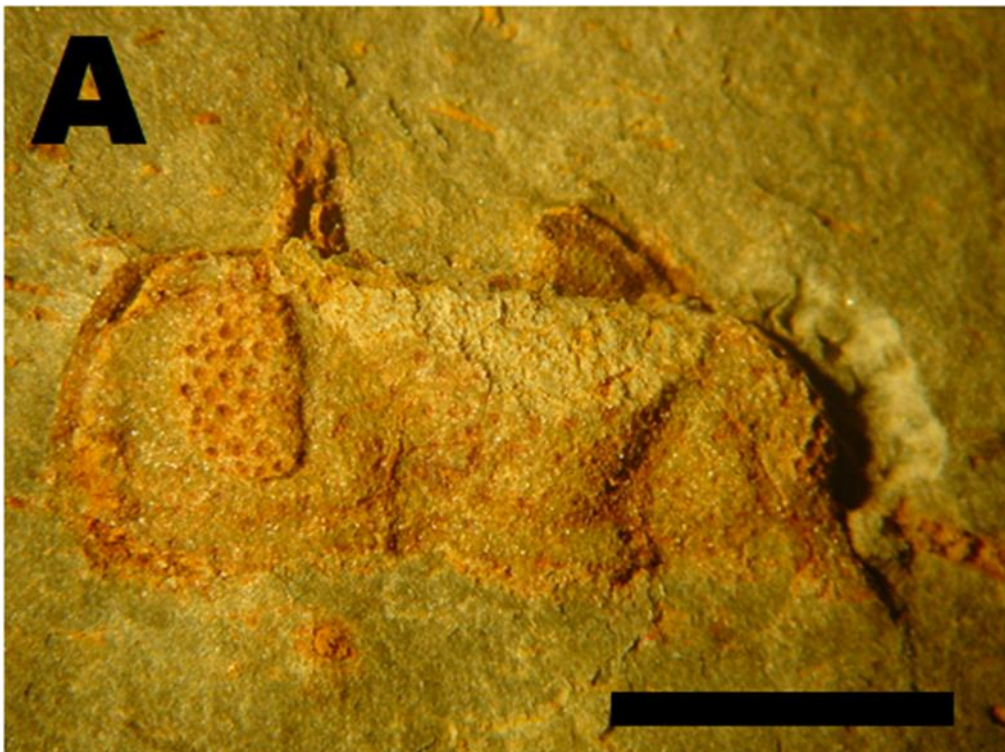


Figura 6.54 – Alguns espécimes de *Eocryphops* (?) sp. A - Céfalos parcial. B - Céfalos deformados. C - Espécime completo deformado. Barra de escala de A corresponde a 1 cm. Barra de escala de D corresponde a 50 mm.

Phacopinae

Ver Rates (jazida 2) para classificação (página 184).

Descrição: representado sobretudo por fragmentos de céfalos e pigídios, embora haja um espécime quase completo extremamente deformado e ainda um exúvio. Os espécimes encontram-se muito oxidados na sua maioria. Nestes espécimes observa-se uma variação no tamanho dos





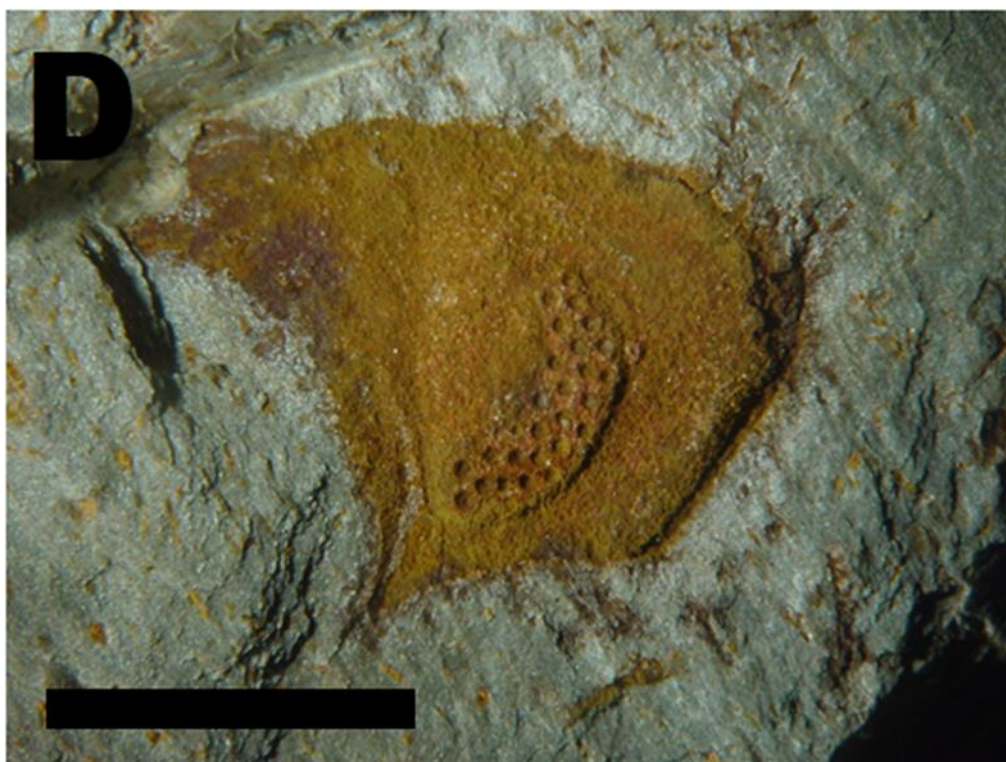


Figura 6.55 – Espécimes de Phacopinae indeterminados. A - Céfaló parcial de um espécime com olhos de grandes dimensões. B - Fragmento de Céfaló de espécime com olhos de grandes dimensões. C - Exúvio de um espécime. D - Céfaló parcial com olho de grandes dimensões. Barras de escala correspondem a 5 mm.

olhos o que sugere que vários géneros estão presentes, no entanto a sua natureza fragmentária e tafonómica impede que se classifiquem estes fósseis de forma mais precisa.

Asteropyginae

Ver Rates (jazida 2) para classificação (página 185).

Descrição: três pigídios isolados em muito mau estado de conservação, micropidigial e apresentando alguns espinhos. O mau estado de preservação e natureza fragmentária não permite uma classificação mais específica.

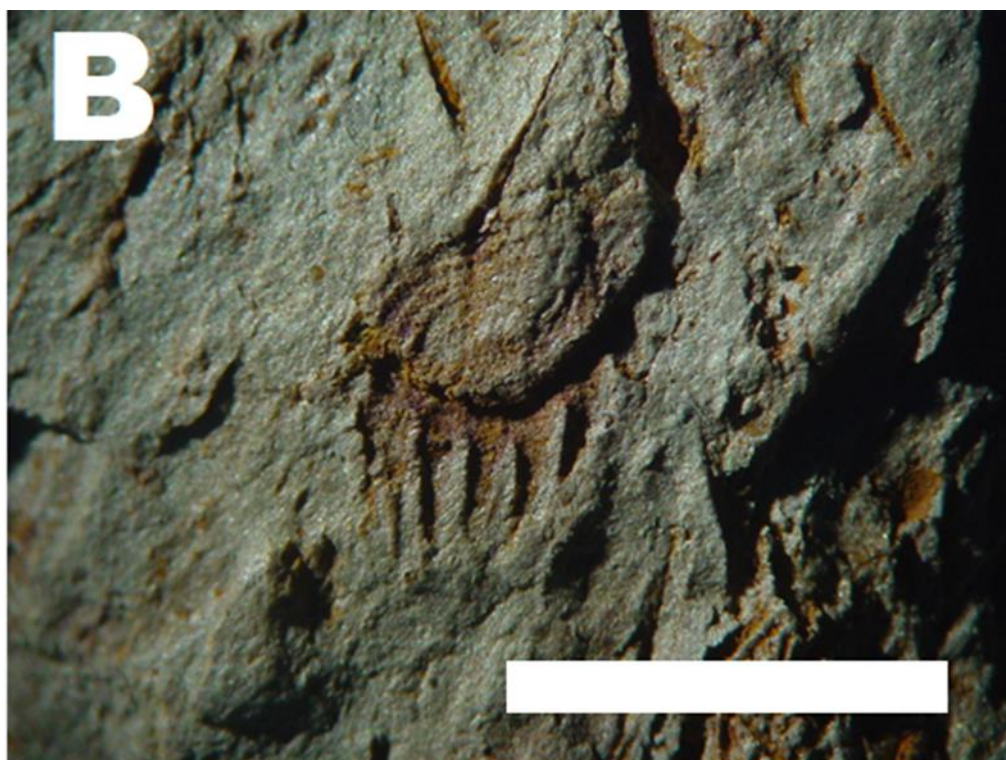


Figura 6.56 – Pigídios de Asteropyginae indeterminados (A e B). Barra de escala 50 mm.

Portalegre:

Acastidae

Filo: Arthropoda von Siebold, 1848

Ordem: Phacopida Salter, 1864

Família: Acastidae Delo, 1935

Gênero: indeterminado

Espécie: indeterminada

Descrição: um Céfalo parcial com olho de grandes dimensões e preservado sob forma de molde interno e dois pigídios também preservados como moldes internos. Olho composto por múltiplas lentes com morfologia esquizocroal. Os lobos (particularmente os lobos frontais e S1 e S2) têm uma configuração que pode corresponder a um acastídeo ou dalmanitídeo. As lentes de grande tamanho e a aparente ausência de espinhos genais parece sugerir a família Acastidae para a classificação deste cefálo. Os pigídios são muito amplos, com pigaxis transversal curto e com sulcos profundos. Os anéis são bem elevados e bem separados e em um número reduzido, além do contorno anterolateral do pigídio e das pigopleuras bem marcados e separados o que sugere a família Acastidae (comunicação pessoal com o especialista Juan Rustán).

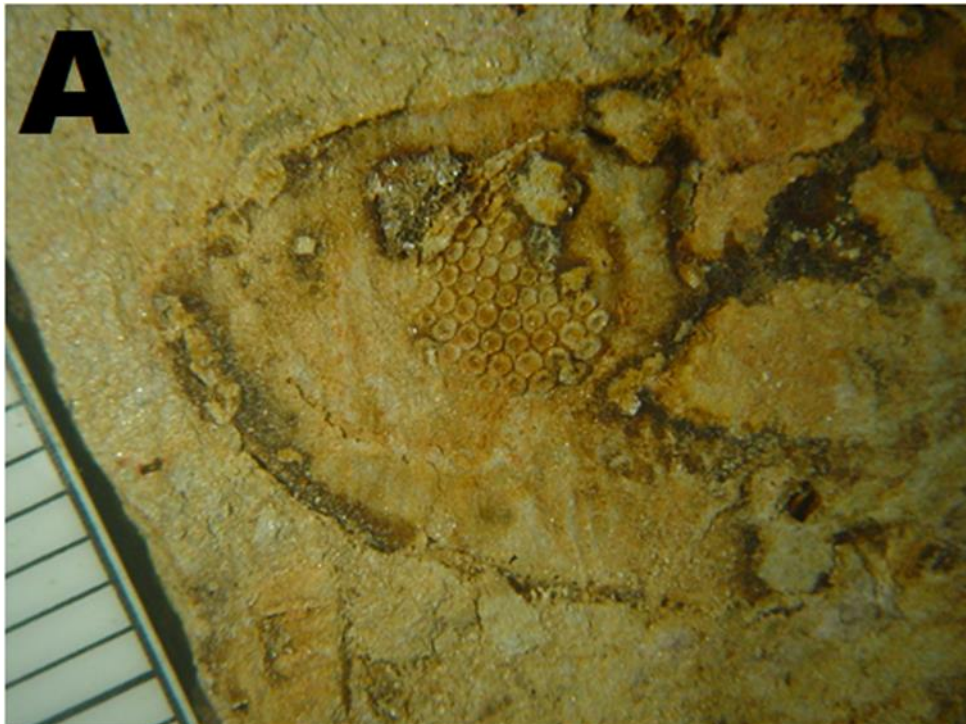
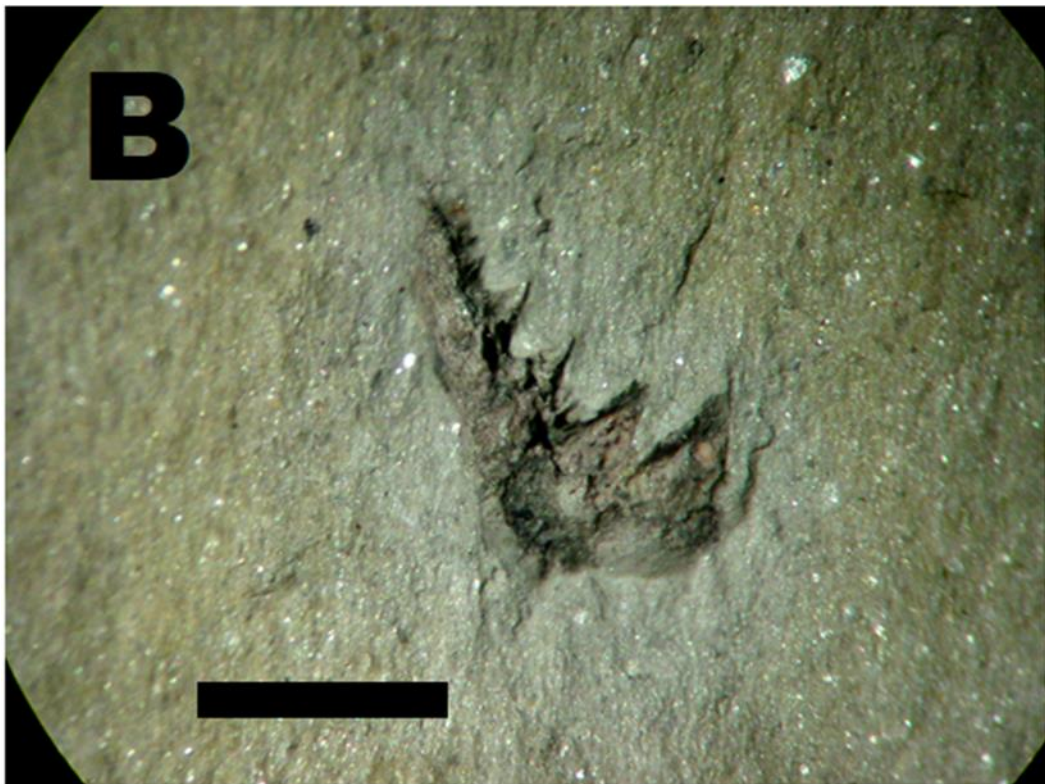




Figura 6.57 – Espécimes de trilobites Acastidae. A - O único céfalo encontrado. Note-se o seu olho de grandes dimensões. B - pigídio com um artículo de crinoide associado. Note-se os espinhos no pigídio.

6.1.8. Outros

Os Phyllocarida são um dos grupos representados. Os principais fósseis foram recolhidos apenas na jazida 1 de Rates e estão representados por fragmentos de mandíbula e de carapaça, insuficientes para se obter uma classificação mais precisa. Uma carapaça de artrópode foi recolhida em S. Pedro da Cova e foi putativamente atribuída a este grupo com base no seu formato e tamanho. Na jazida 1 foram ainda recolhidas duas cutículas de artrópode cujas ornamentações em forma de escamas parecem pertencer a Eurypterida ou Phyllocarida. Outros incluem fósseis problemáticos de difícil classificação. Conforme já mencionado acima (na secção dedicada aos corais) surge o icnofóssil *Hicetes innexus*. Este *icnhotaxon* descrito por Clarke (1908) é uma bioclaustração, possuindo duas aberturas e não possuem revestimento ou tabulas (Tapanila, 2005). Segundo o mesmo autor possui uma forma em “U” com a base bem enrolada, levando a dois eixos verticais retos e que formam um par de aberturas entre os coralitos superficiais superiores do hospedeiro que são exclusivamente corais tabulados. Os corais *Pleurodictyum* e *Kerforneidictyum* são exemplos que possuem este táxon comensal com frequência (Plusquellec, 2007).





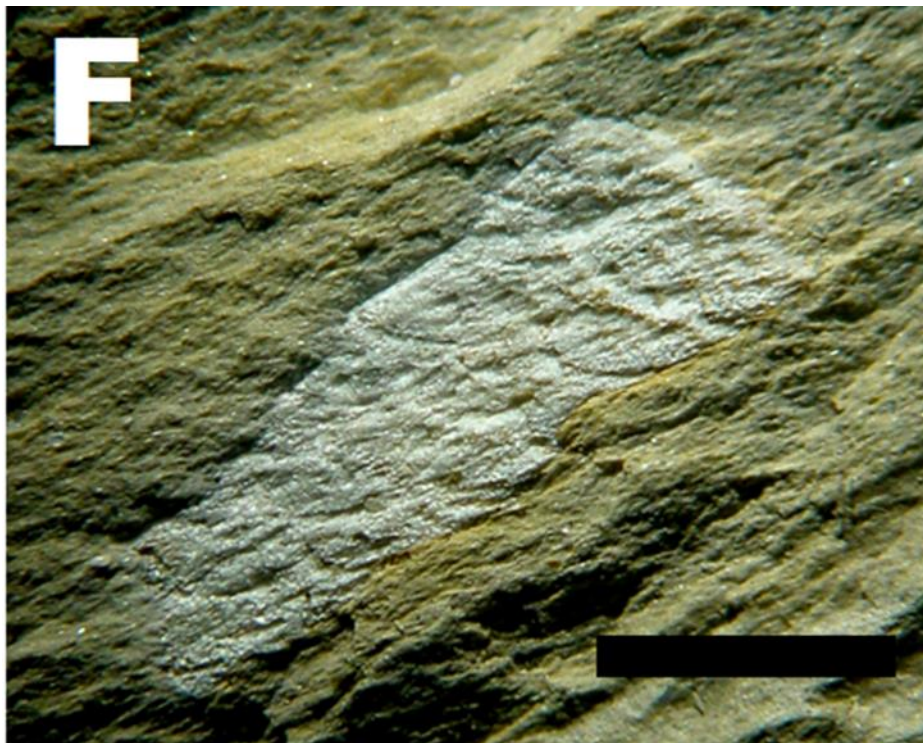
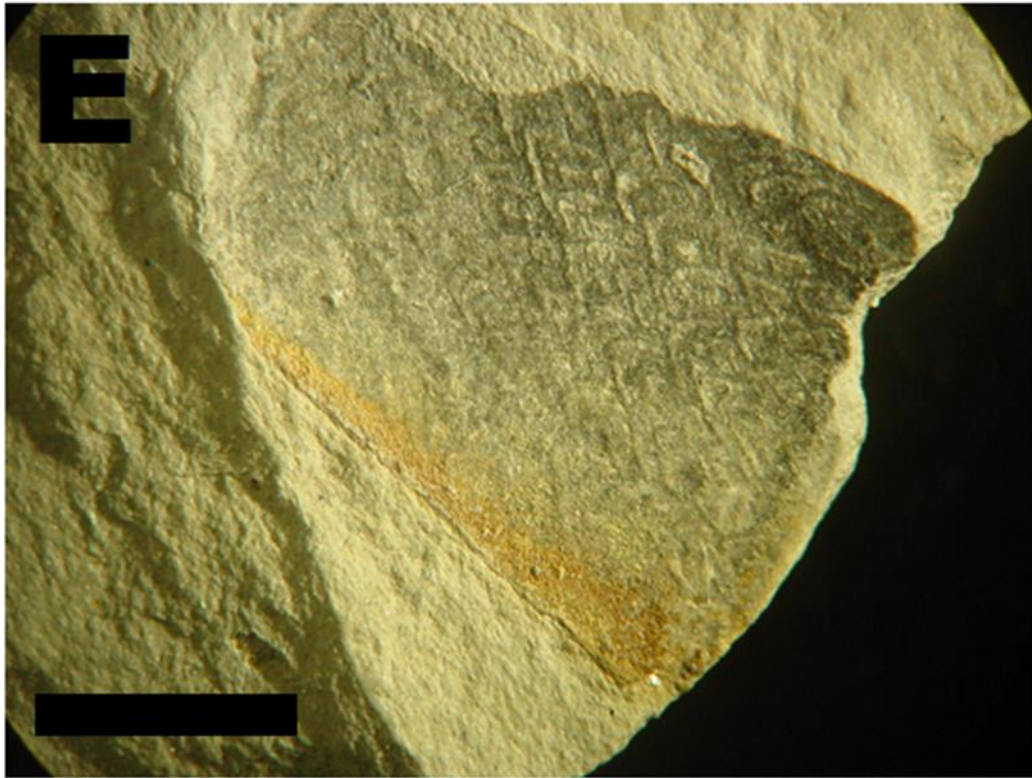




Figura 6.58 – Restos de Eurypterida e/ou Phyllocarida. A a C - Mandíbulas de Phyllocarida. D - Fragmento de carapaça de Phyllocarida. E a F - Cutículas de Phyllocarida ou Eurypterida. G - Possível carapaça de Phyllocarida. G1 - Contraparte de G. Barras de escala de A a C corresponde a 1 mm. Barra de escala de D corresponde a 0.5 mm. Barras de escala de E e F correspondem a 1 cm.

7. Contexto biostratigráfico e paleoambiental

7.1. Fósseis estratigráficos e de idade

Relembrando o já referido, por diversas vezes, ao longo do presente estudo, o registo estratigráfico do Devónico da Zona Centro-Ibérica, em Portugal, é caracterizado pela ocorrência de uma rica fauna de invertebrados marinhos, também complementada pela presença de alguns vertebrados, conferindo a este Sistema, no seu todo, uma importância notória para o conhecimento da evolução paleogeográfica e paleoambiental do território, durante um intervalo fundamental para a sua consolidação, elencado com a proximidade temporal da Orogenia Varisca e a emergência geotectónica do Maciço Ibérico. Não obstante a sua riqueza e diversidade, num momento da história fanerozóica da Mesoeuropa percursora do ciclo atlântico, em que os braquiópodes dominavam em muitas das biocenoses bentónicas de então, a preservação destas faunas é, em geral, deficiente, e os seus restos surgem com frequência incompletos, distorcidos ou com preservação fraca devido à deformação e ao efeito do metamorfismo. Devido a este fator, torna-se complicado, se não impossível, chegar a uma classificação taxonómica específica de muitos dos exemplares fósseis colhidos nas várias jazidas abordadas neste estudo, abundando o uso da nomenclatura aberta. No entanto, este facto não impede que se infiram diversos aspetos biostratigráficos, paleobiológicos e paleoambientais, relativos aos vários ambientes estudados e suas faunas originais.

7.1.1. Rates (Jazida 1)

Nesta jazida, o posicionamento cronoestratigráfico da sucessão local foi efetuado por Perdigão (1977) com base nos braquiópodes *Howlrella mercuri*, *Orbiculoidea tainei* e *Cyrtina utrimquesulcata*. Este autor considera, por isso, que esta jazida e a sua associação fóssil, são representativas do Lochkoviano. A mesma idade é referida por Burrow (2017) a partir da ocorrência dos peixes *Ischnacantus* e *Climatius*. Os fósseis recolhidos durante o trabalho de campo ora realizado, não permitem acrescentar nada ao que Perdigão (1977) e Burrow (2017) afirmaram em relação aos dados bioestratigráficos desta formação. A fauna aqui presente é pouco diversificada, se se comparar com outras jazidas abordadas neste estudo e encontra-se mal preservada, de uma maneira geral, consistindo em moldes, muitas vezes fragmentários e deformados.

7.1.2. Rates (Jazida 2)

A fauna desta jazida apresenta um grau elevado de diversidade, em contraste com a jazida abordada no ponto anterior. Diversos autores que estudaram o seu conteúdo paleontológico (e.g. Torres, 1929; Teixeira & Gonçalves, 1980; Lemos de Sousa, 1984 entre outros) sugerem uma idade pragiana a emsiana, com base na fauna aí presente, em parte hoje conservada em museus portugueses. Neste local foi ainda encontrado um exemplar de *Parachonetes* cf. *verneuili* (agora *Orthochonetes verneuili*), que é exclusivo do Pragiano, sendo este andar proposto como possível idade a atribuir à sucessão e faunas expostas em afloramento. Futuros trabalhos em micropaleontologia poderão contribuir para se determinar idade mais precisa deste contexto estratigráfico.

7.1.3. S. Pedro da Cova

A associação faunística aqui descrita apresenta um elevado grau de diversidade e, apesar de muitos dos espécimes serem de difícil classificação, por força da sua preservação deficiente, é possível atribuir uma idade provável à sucessão exposta, através do estudo de alguns deles. As trilobites presentes neste local são, na sua grade maioria, pertencentes ao grupo das Phacopina. Nestas, observam-se exemplares de olhos bem desenvolvidos (cuja classificação não é possível) e outras de olhos reduzidos. Estas últimas pertencem, possivelmente, ao género *Eocryphops*. A presença, conjuntamente com o braquiópode *Plectodonta minor* (?) [ou, alternativamente, *Nadiastrophia* (?) sp.] parecem sugerir o Emsiano Superior a Eifeliano. O crinoide *Tiaracrinus quadrifrons*, também descoberto nesta jazida, sugere um intervalo temporal idêntico. Por conseguinte, com estes dados podemos supor uma idade Emsiano-Eifeliano para esta jazida.

7.1.4. Dornes

Nesta região observaram-se dois afloramentos pertencentes à Formação de Serra do Luação. Esta unidade litostratigráfica encontra-se bem estudada e datada (Gouvernnec *et al.*, 2008; Gouvernnec *et al.*, 2010). De acordo com estes trabalhos, as jazidas aqui abordadas foram datadas do Lochkoviano com base nas faunas nelas descritas, como, por exemplo, o coral tabulado *Ligulodictyum ligulatum* (Gouvernnec *et al.*, 2010). Os trabalhos de campo aí realizados apenas permitiram a colheita de fósseis adicionais para reconstituição paleoambiental e paleoecológica, não acrescentando nada ao que já se conhecia quanto a precisões biostratigráficas.

7.1.5. Portalegre

A datação e ordenamento estratigráfico das unidades devónicas na região de Portalegre, foram confirmados por Gouvernnec *et al.* (2010) como abrangendo um intervalo do Lochkoviano ao Devónico Médio, consoante os diferentes corpos metassedimentares que registam este Sistema na região. Segundo os mesmos autores, datam do Lochkoviano inferior as imponentes cristas

greso-quartzíticas que surgem no topo das Serras de São Mamede e da Selada. Já os xistos cinzentos intercalados com greso-quartzitos, encontram-se datados do Pragiano-Emsiano. Segue-se o Devónico Médio.

Schemm-Gregory & Piçarra (2013) reviram a coleção de braquiópodes colhidos por Perdigão (1967) e atribuíram-na ao Emsiano-Givetiano (podendo ir até ao Frasniano). Os mesmos autores dataram a Formação de São Mamede do Pragiano, com base em braquiópodes. Os níveis fossilíferos estudados nesta tese, nas proximidades da aldeia de S. Julião, revelaram uma variada fauna de invertebrados marinhos. A análise dos braquiópodes sugere uma idade pragiana a emsiana, nomeadamente pela ocorrência de *Hysterolites* (?). No entanto, a presença do coral *Kerforneidictyum* nestes níveis indica o Emsiano (ou mais recente) pois é neste andar que este género surge pela primeira vez (comunicação pessoal com Yves Plusquellec).

7.2. Associações fósseis e significado ecológico

As jazidas abordadas no presente estudo contêm associações fósseis compostas, sobretudo, por invertebrados bentónicos, embora alguns exemplos de organismos nectónicos estejam representados em algumas delas. As definições destes dois tipos de modos de vida, quanto à posição ocupada em relação ao substrato, são aqui fornecidas segundo Ziegler (1983). As espécies bentónicas compreendem organismos com estilos de vida assentes de forma permanente no fundo marinho, sendo que estes podem ser epibentónicos (se viverem à superfície dos sedimentos, diretamente, ou, por cima da interface fluído-sedimento), endobentónicos (se viverem enterrados no seio do substrato), ou ainda, menos frequentemente, semi-infaunais, se apenas uma parte do seu corpo permanecer enterrada. As espécies epibentónicas possuem, em alguns casos, um exosqueleto, importante sobretudo para as que integram ambientes aquáticos de água pouco profunda, com razoável penetração de luz dentro da zona fótica, e que surgem com frequência no registo fóssil graças a esse mesmo exosqueleto. Bons exemplos destes organismos são os bivalves, braquiópodes e muitos artrópodes, entre os quais as famosas trilobites. Algumas espécies epibentónicas podem enterrar-se no sedimento como mecanismo defensivo. No entanto, muitos outros seres epibentónicos apresentam um corpo mole, como, por exemplo, moluscos nudibrânquios, anelídeos poliquetas e crustáceos. Alguns grupos epibentónicos optaram por um estilo de vida sésil; por outras palavras, vivem fixos a um substrato e capturam alimento em suspensão na água (suspensívoros). Estes organismos trocaram a habilidade de se locomoverem livremente, de forma a reutilizarem os seus tentáculos e ou sífões para obterem o seu alimento. A sua fixação ocorre de formas variadas, consoante o tipo de animal e substrato em questão. Exemplos clássicos destes organismos incluem os crinoides, a grande maioria dos braquiópodes e alguns bivalves.

Por sua vez, outros organismos mantiveram os seus métodos de locomoção (sendo por isso vágéis), adaptando-se, também, a regimes alimentares vasívoros, suspensívoros, herbívoros e carnívoros (Ziegler, 1983). Em contraste com os que habitam o fundo marinho os seres nectónicos optaram por viver na coluna de água. Estas espécies possuem a habilidade de nadar de forma ativa, com recurso a adaptações tais como barbatanas e outras, ou através da ondulação do corpo, no caso de muitos vermes e de alguns vertebrados (Ziegler, 1983). Muitos organismos nadadores são predadores e perseguem as suas presas de forma ativa. Alguns destes organismos vivem próximos do fundo e são nadadores mais lentos, sendo que alguns possuem o corpo achatado dorso-ventralmente, para facilitar o repouso no fundo, ou para se enterrarem (p. ex. muitos peixes ostracodermes, certos Actinopterygii e raias). Outros possuem um ou outro tipo de forma de proteção, tal como conchas (por exemplo em nautilóides ou amonóides) ou armaduras dérmicas (por exemplo em peixes couraçados, tartarugas e crocodilos). Alguns organismos podem ainda ocupar buracos e fendas em cavernas ou recifes de corais, entre outros abrigos. A grande maioria deles não são predadores ativos, preferindo alimentar-se de organismos sésseis, e os que são mais ativos preferem emboscar as suas presas (Ziegler, 1983).

As variações nos regimes alimentares, locomotores e os estilos de vida, em associação com as diversas especificidades relacionadas com as tolerâncias a diferentes fatores bióticos e abióticos dos diferentes ecossistemas são o suficiente para explicar a enorme complexidade e biodiversidade presentes nos ambientes marinhos. A reconstrução paleoambiental de ambientes do passado torna-se particularmente difícil devido à sua natureza fragmentária; contudo com base nos fósseis encontrados e dados obtidos no estudo das rochas em que se encontram, é possível conseguir um modelo aproximado e interpretativo desses mesmos biomas primordiais.

7.3. Reconstituição paleoambiental das associações fósseis estudadas

Todos os locais estudados no decurso desta tese correspondem a registos sedimentares e bióticos de antigos ambientes marinhos e, como tal, estes estariam sujeitos a diversos fatores externos, tais como a salinidade, temperatura, luz, turbidez, profundidade e teores de oxigénio, os quais desempenhariam um papel crucial no ecossistema em que se inserem. É sabido que a zona batimétrica mais iluminada em meio oceânico, corresponde à zona fótica e que a quantidade e profundidade a que luz penetra, depende da transparência da água e da posição do sol relativamente à posição da Terra (quanto mais alto esta no horizonte, maior profundamente a luz penetra). Em média, a profundidade da zona fótica atinge cerca de 100 m em oceano aberto; no entanto, em águas tropicais transparentes pode atingir os 600 m e, em zonas costeiras sujeitas a maior agitação marítima e acarreo de sedimentos, apenas cerca de 40 m (Garrison, 2009). Em ambientes litorais, a luminosidade está condicionada pelos comprimentos de onda e sua

capacidade de penetração, sendo que também está dependente da turbidez da água, causada pela presença de partículas orgânicas ou inorgânicas em suspensão, ou seja, pelo grau de turbidez da água. Esta é uma propriedade física dos fluidos onde a sua transparência é reduzida, devido a presença de partículas em suspensão que interferem com a penetração da luz pelo fluido, sendo que pode ser maior ou menor consoante o dinamismo do ambiente (Sousa, 2001). Um outro fator abiótico de extrema importância é a salinidade, a qual é uma medida da concentração de sais minerais dissolvidos na água do mar e é formalmente definida como o peso (em gramas) de sólidos dissolvidos em 1Kg de água marinha (Dodd & Stanton, 1990). A maior parte dos oceanos apresenta níveis relativamente uniformes de sais dissolvidos, encontrando-se a grande maioria dos organismos adaptados a estes níveis salinos, sendo que o parâmetro apenas se torna determinante para a biodiversidade em ambientes hipersalinos (Brenchley *et al.*, 1998). Segundo os mesmos autores, os animais possuem, na generalidade, concentrações constantes de iões dissolvidos nos fluidos das células, onde a água entra através das membranas celulares semipermeáveis (processo de osmose) se a concentração de sais for superior no exterior da célula e sai se a concentração for maior no interior da mesma. Os mesmos investigadores acrescentam ainda que a vasta maioria dos seres marinhos é isotónico (isomótico) e se encontram em meios com pouca variação da salinidade (são por isso organismos estenoalinos, ou seja, toleram apenas pequenas variações na salinidade). No entanto, outros organismos isotónicos conseguem tolerar maiores variações e são denominados eurialinos. Certos organismos (especialmente os crustáceos) são capazes de manter a sua solução de sais interna constante, independentemente das flutuações dos níveis salinos no exterior, através de vários métodos de osmorregulação (Brenchley *et al.*, 1998). Um teor de 30 a 40 partes por mil é considerado o valor normal para a salinidade nos oceanos, segundo a bibliografia citada anteriormente.

7.3.1. Rates (Jazida 1)

Nesta jazida estão presentes organismos bentónicos (trilobites, braquiópodes e bivalves) e nectónicos (Eurypterida, Phyllocarida e peixes Acanthodii) (Fig. 7.1). O fundo deste ambiente era constituído por sedimentos finos, como se pode constatar a partir dos tipos de fácies que integram a jazida. A presença deste tipo de sedimentação sugere que a velocidade da corrente seria baixa, pelo menos o suficiente para não levantar grandes volumes de sedimento em suspensão. Este fato, por si, sugere que o paleoambiente seria caracterizado por uma boa capacidade de penetração da luz, pois os níveis de turbidez seriam baixos. A presença de braquiópodes sustenta a hipótese de existência de uma corrente de baixa velocidade, pois estes organismos necessitam deste tipo de fluxos para que possam captar partículas alimentares em

suspensão na água. O fundo era habitado por trilobites que se moviam por entre campos de braquiópodes spiriferídeos (na sua maioria) que se fixavam no substrato. Enterrados no sedimento, habitavam, também, possíveis bivalves Nuculoidea, com estilos de vida endobentónicos. Acima do substrato, peixes Acanthodii de várias espécies nadavam e procuravam as suas presas. Juntamente com estes nadavam pequenos Phyllocarida e os grandes predadores da época: os Eurypterida. Juntam-se a eles cefalópodes orthoceratídeos que se moviam lentamente na coluna de água. O ambiente e respetiva fauna aqui registada correspondem a um caso único no país, onde se inclui inclusive os mais antigos vertebrados conhecidos em Portugal.

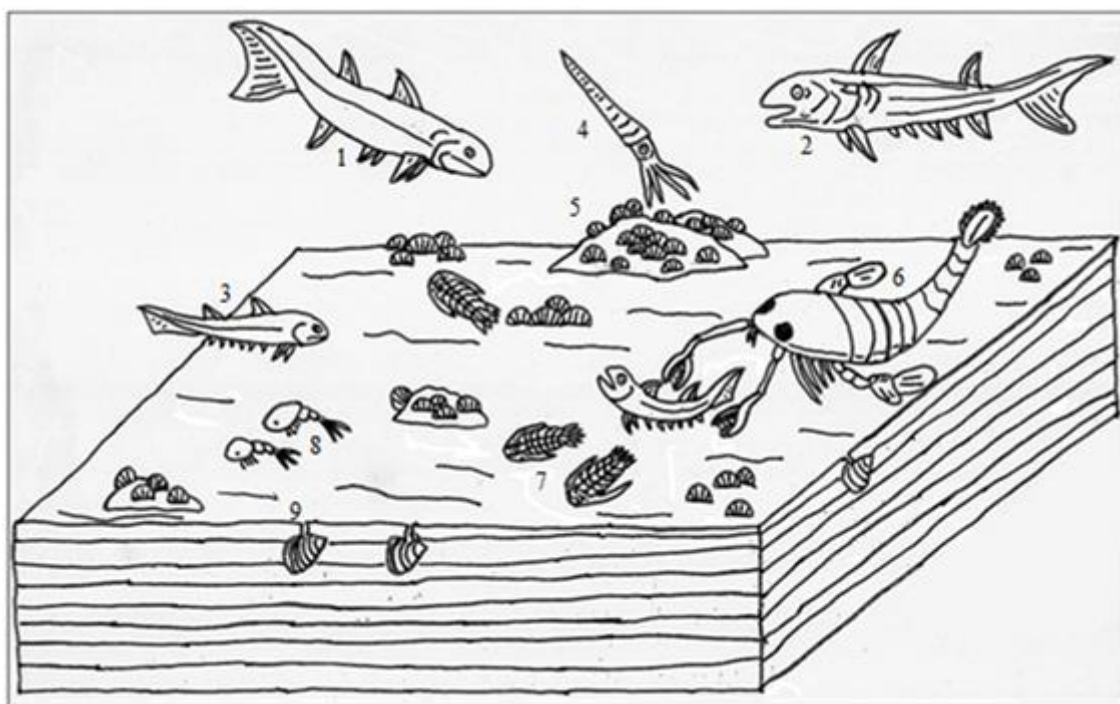


Figura 7.1 – Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes na Jazida 1 de Rates. 1 - *Ischnacanthus* sp. 2 - *Onchus tenuistriatus*. 3 - *Climatius* sp. [Burrow (2017)] 4 - Cefalópode orthoceraítideo. (segundo Priem, 1911). 5 - Braquiópodes (géneros referidos no capítulo 6). 6 - Euripterídeo. 7 - Trilobites Asteropyginae (segundo Carrington da Costa, 1930). 8 - Phyllocarida. 9 - Bivalves Nuculoidea. A imagem não tem escala.

7.3.2. Rates (Jazida 2)

Esta jazida apresenta uma grande variedade de invertebrados bentónicos (Fig. 7.2). Tal como o ambiente anterior, também se caracterizava por um substrato constituído por sedimentos finos, sujeito a correntes de fundo com fraca velocidade, fraca turbidez e bastante iluminação. Estes últimos fatores são evidenciados aqui, não só pela presença de braquiópodes, mas também por crinoides, briozoários e corais rugosos e tabulados. Os corais ocorrem, geralmente, em águas límpidas e com níveis baixos de turbidez e, assim como os crinoides, não toleram grandes variações nos níveis de salinidade, pelo que a presença destes grupos indica um ambiente

mixoeuhalino. A presença frequente de corais sugere que poderiam existir localmente bioconstruções do tipo *Patch-Reef* ou seja, pequenos recifes distribuídos por sedimentos móveis. No entanto, alguns corais (*Pleurodictyum*, por exemplo) podiam fixar-se também sobre outras superfícies, como, por exemplo, conchas de braquiópodes, ou até mesmo como epizoários por cima de outros corais. Por entre as partes esqueléticas dos bioconstrutores destes recifes, fixavam-se varias espécies de braquiópodes e briozoários fenestelídeos (e outros). A presença de crinoides sugere um ambiente de pouca profundidade, já que durante a Era paleozoica espécies sésseis destes equinodermes eram características destes ambientes (Dodd & Stanton, 1990). Por entre os recifes existiam bivalves epibentônicos e varias espécies de trilobites com tamanhos diversos. Por fim, com estilo de vida endobentônico (segundo Cornell *et al.*, 2003) viviam diversas tentaculites enterradas no substrato móvel.

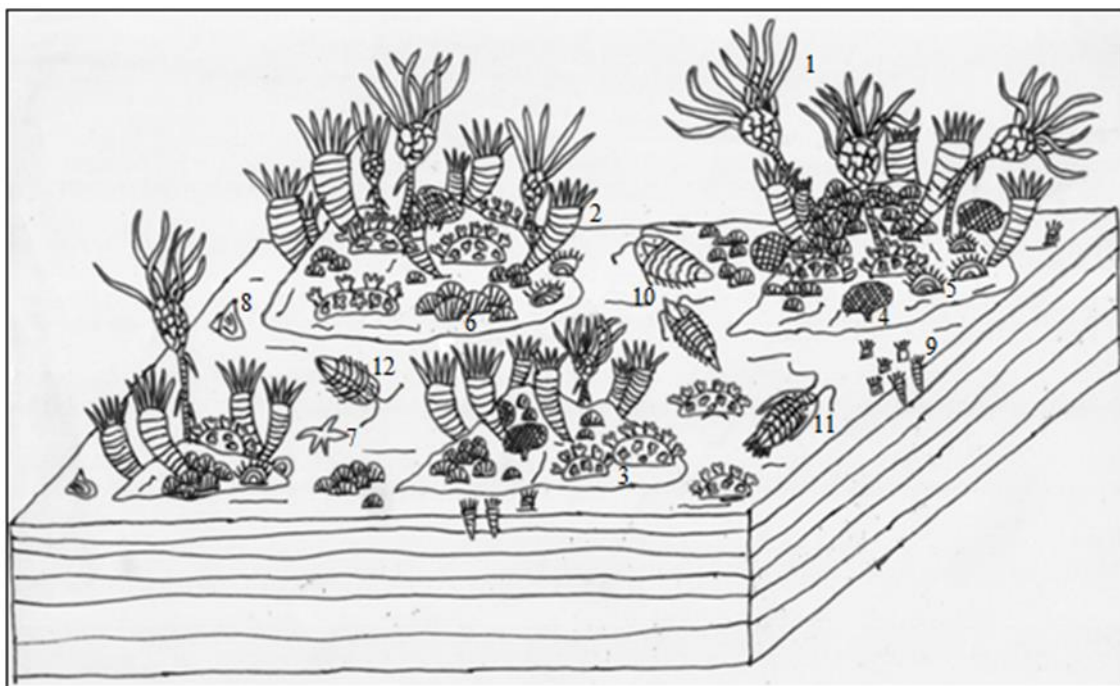


Figura 7.2 – Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes na Jazida 2 de Rates. 1 - Crinoides representados por vários taxa (ver capítulo 6 para os géneros reconhecidos). 2 - Corais rugosos. 3 - *Pleurodictyum* nov. sp. 4 - Briozoários fenestellídeos. 5 - Bivalves com estilo de vida epibentônico. 6 - Braquiópodes representados por vários géneros. 7 - Asteroide *Palaeaster* sp. (segundo Carrington da Costa, 1930). 8 - Bivalve *Pterinea* sp. 9 - Tentaculites com estilo de vida sedentário (segundo Cornell & Brett, 2003). 10 - Trilobites Calymenina, representadas por vários géneros. (segundo Caprichoso, 2019) 11 - Trilobites Asteroispyginae. 12 - Trilobites Phacopinae. A imagem não tem escala.

7.3.3. São Pedro da Cova

As evidências da biocomunidade aqui presente resumem-se a invertebrados, na sua grande maioria bentônicos, embora existam possivelmente alguns nectônicos (possíveis Philocarida) (Fig. 7.3). Estes organismos habitariam em meio infralitoral, numa zona com um fundo composto por sedimentos finos e com *ripples* ligeiramente assimétricos, demonstrando a

presença de uma corrente de baixa velocidade [estimada com base nos *ripples* e na sedimentação fina: 20 a 60 cm⁻¹ segundo Nichols (2009)]. Esta corrente seria, no entanto, suficiente para reorientar numerosas pequenas conchas de tentaculites. Não obstante a presença de sedimentos finos, a turbidez da água seria baixa e, por isso, o ambiente bem iluminado, conforme sugere a presença de corais rugosos e tabulados. A proliferação de crinoides e de corais indica, também, um ambiente de águas pouco profundas, em meio infralitoral e com um nível de salinidade mixoeuhalino. De igual modo, como no caso da jazida anterior, também neste o paleoambiente permitiu a existência de trilobites, as quais se deslocariam por entre os recifes de corais, com crinoides, briozoários e braquiópodes associados. Possíveis Philocarida nadavam, também, por entre esses corais em busca de alimento. Enterradas habitavam diversas tentaculites minúsculas.

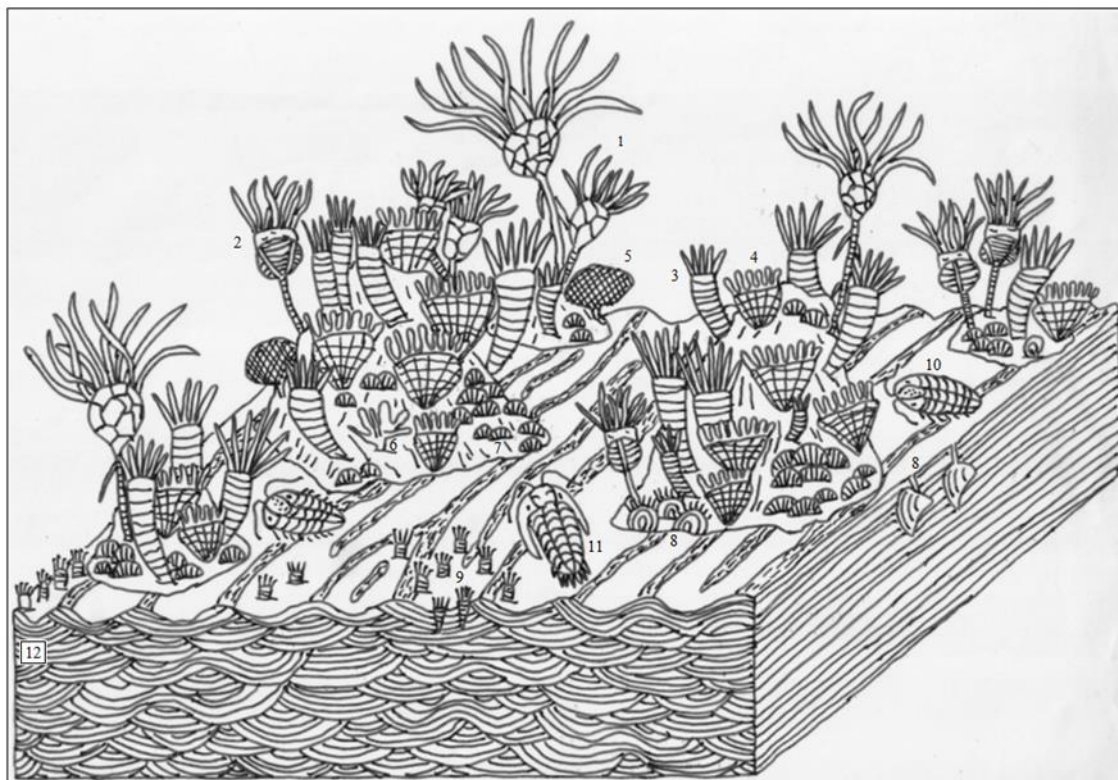


Figura 7.3 – Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes em São Pedro da Cova. 1 - Crinoides diversos. 2 - *Tiaracrinus quadrifrons*. 3 - Corais rugosos. 4 - Corais tabulados. 5 - Briozoários fenestellideos. 6 - Outros briozoários. 7 - Braquiópodes. 8 - Bivalves indeterminados que podem ter estilos de vida epibentônicos e/ou endobentônicos. 9 - Tentaculites com estilo de vida sedentário (segundo Cornell & Brett, 2003). 10 - Trilobites Phacopininae, incluindo o género *Eocryphops* (?). 11 - Trilobites Asteroispigynae. 12 - *Ripples*. A imagem não tem escala.

7.3.4. Dornes

Em Dornes surge uma fauna de invertebrados associados a rochas carbonatadas e mistas, cuja presença faria pressupor a existência de corais, apesar dos fósseis deste grupo serem escassos e ser apenas conhecido um género de coral tabulado *Ligulodictyum ligulatum* (e.g. Gourvennec et

al., 2010) (Fig. 7.4). Para além de corais, surgem com maior frequência braquiópodes e briozoários, os quais, como já referido anteriormente, quando associados aos corais, poderão indicar a presença de correntes de fundo, de baixa velocidade. Os crinoides estão também presentes e, juntamente com os corais e braquiópodes, são indicadores de águas pouco profundas, bem iluminadas e com correntes de baixa velocidade, assim como níveis normais de salinidade. Outros elementos da associação fóssil subjacente ao paleoambiente, compreendem ainda trilobites e tentaculites, cujas espécies coexistiriam adaptadas a meio infralitoral, pouco profundo, com águas superficiais cálidas.

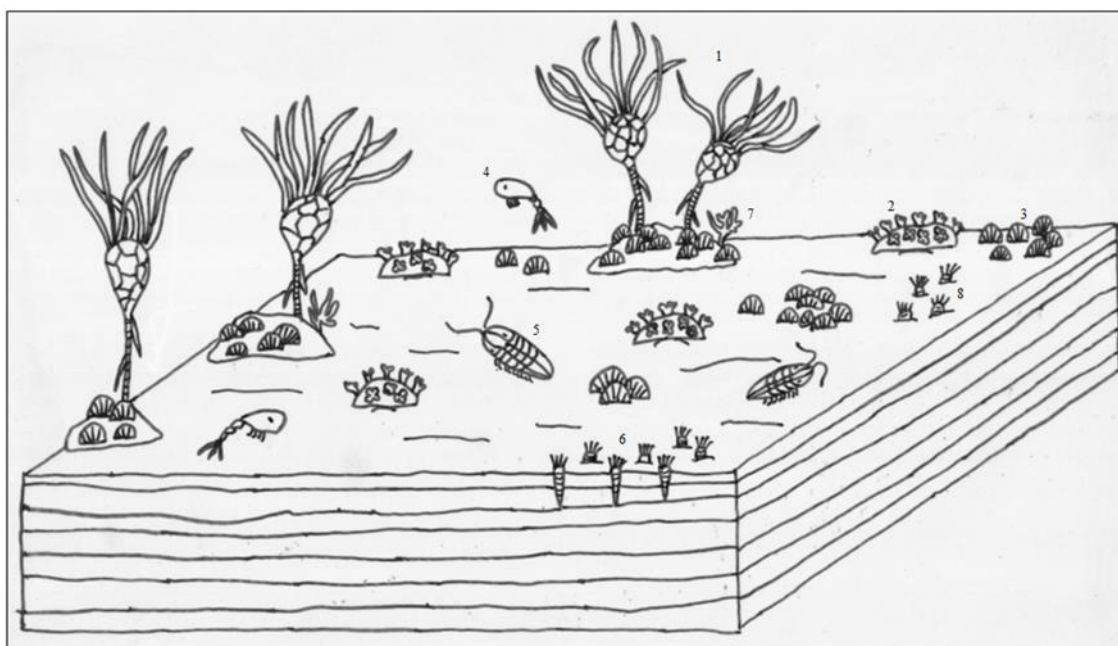


Figura 7.4 – Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes em Dornes. 1 - Crinoides. 2 - *Ligulodictyum ligulatum*. 3 - Braquiópodes diversos. 4 - Phyllocarida (segundo Gourvennec *et al.*, 2010). 5 - Trilobites (segundo Gourvennec *et al.*, 2010). 6 e 8 - Tentaculites com estilo de vida sedentário (segundo Cornell & Brett, 2003). 7 - Briozoários. A imagem não tem escala.

A escassez de corais, tanto em abundância de espécies como e número de exemplares encontrados, sugerem um ambiente carbonatado não recifal pois alguns corais tabulados podiam também habitar este tipo de biomas (Enay, 1990).

7.3.5. S. Julião, Portalegre

À semelhança dos setores e respetivas jazidas localizados mais a norte, dentro da Zona Centro-Ibérica, também nesta região existiu uma variada fauna de invertebrados, sobretudo bentónicos (Fig. 7.5). Devido à presença de corais rugosos e tabulados em abundância, em fácies de siltito fino, supõe-se, à imagem da jazida 2 de Rates e da de São Pedro da Cova, que aqui existisse um paleoambiente infralitoral com pequenos *patch-reef* dispersos. Com base na fauna encontrada e

sua apreciável analogia com a das jazidas anteriores, o meio era pouco energético, apenas sujeito a correntes de fundo com fluxos laminares de baixa velocidade. Os níveis de salinidade seriam normais e o meio, pouco profundo e iluminado, caracterizar-se-ia, também, por baixos valores de turbidez e substratos brandos em torno dos corpos coralígenos.

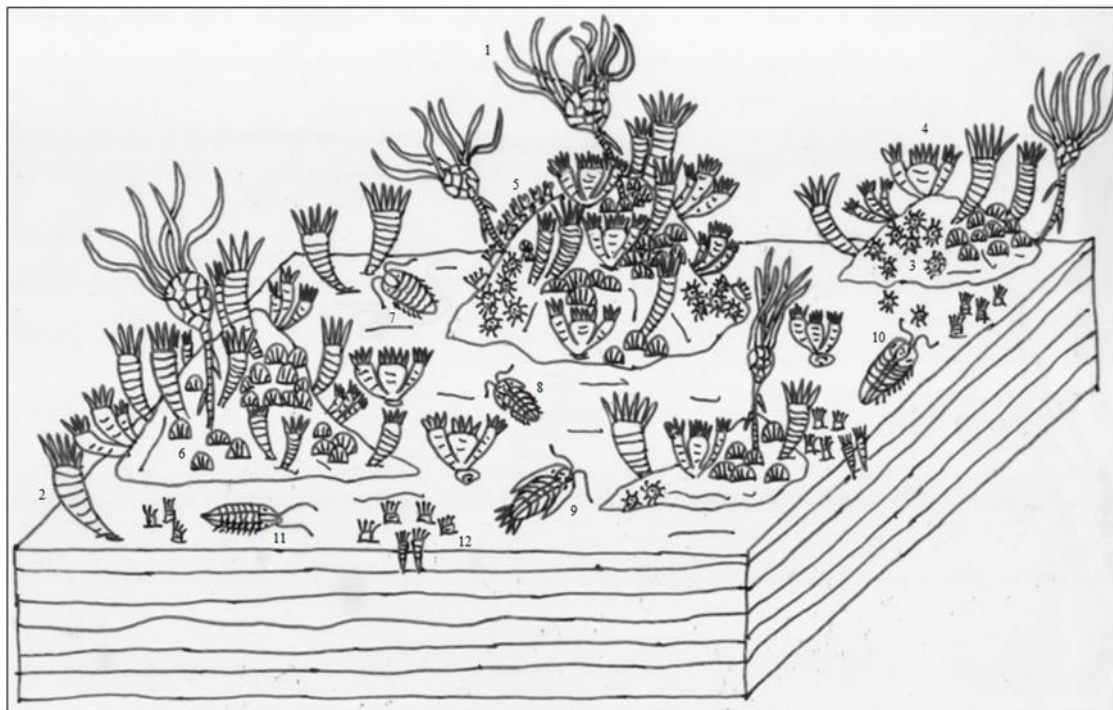


Figura 7.5 – Bloco diagrama representando o paleoambiente e fauna presentes em Portalegre. 1 - Crinoides. 2 - Corais rugosos. 3 - *Crassicyclus* sp. 4 - *Kerforneidictyum kerfornei* 5 - *Paracleistopora* sp. ou *Cleistodictyum* sp. 6 - Braquiópodes diversos. 7 - Trilobites Acastidae. 8 - Trilobites Proetidae representadas pelo género *Gerastus*. 9 - Trilobites Asterospigynae representadas por vários géneros. 10 - Trilobites Phacopininae. 11 - Trilobites Calymeninae representadas por vários géneros segundo Caprichoso (2019). 12 - Tentaculites com estilo de vida sedentário (segundo Cornell & Brett, 2003). A imagem não tem escala.

Os dados relativos ao estudo paleoecológico e paleoambiental da jazida de São Pedro da Cova aqui apresentados, permitiram detalhar dados obtidos no decurso de estudo prévio, conducente a dissertação de mestrado, em publicação como capítulo de um livro científico (Domingos *et al.*, 2020b). Esse capítulo é apresentado seguidamente.

Contribuição para o conhecimento taxonómico e paleoecológico da biota marinha do Devónico do Anticlinal de Valongo (Norte de Portugal)

Rúben Domingos^{1a}, Pedro Correia², Pedro M. Callapez^{3,4}, &
Paulo Legoinha^{1b} |

¹ GEOBIOTEC; Departamento de Ciências da Terra, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade NOVA de Lisboa, Campus FCT, 2829-516 Caparica, Portugal. E-mail: ^a rs.domingos@campus.fct.unl.pt; ^b pal@fct.unl.pt

² Instituto de Ciências da Terra, Universidade do Porto, Rua do Campo Alegre, 687, 4169-007 Porto, Portugal. E-mail: pedro.correia@fc.up.pt.

³ Universidade de Coimbra, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Departamento de Ciências da Terra, Polo II, Rua Sílvio Lima, 3030-790 Coimbra, Portugal. E-mail: callapez@dct.uc.pt

⁴ CITEUC - Centro de Investigação da Terra e do Espaço da Universidade de Coimbra.

Resumo: A importância do estudo estratigráfico e paleontológico do Devónico do Anticlinal de Valongo (Norte de Portugal) é reconhecida através da descoberta e descrição de uma nova jazida fossilífera, localizada perto de S. Pedro da Cova. A sua pesquisa centrou-se na taxonomia de invertebrados marinhos, biostratigrafia, tafonomia e paleoecologia, permitindo posicionar a idade da associação fóssil e efetuar a sua reconstituição paleoambiental. O carácter excecional do sítio é evidenciado pela presença de uma fauna diversificada, constituída sobretudo por corais rugosos e tabulados, briozoários, braquiópodes, bivalves, tentaculites, crinoides e trilobites, *taxa* que, no seu conjunto, registam aspetos significativos do ecossistema presente naquele sector da Zona Centro Ibérica, durante o Devónico. Não obstante, a preservação tafonómica de muitos espécimes não permite determinações ao nível da espécie, ou mesmo, do género.

A presença do crinoide bizarro *Tiaracrinus quadriformis* permite restringir a idade relativa da associação ao Emsiano-Eifeliano (Devónico Inferior a Médio). A taxonomia de algumas trilobites e braquiópodes associados, parece apoiar esta hipótese no que respeita à idade da sucessão amostrada.

Na associação fóssil presente destacam-se concentrações orientadas de tentaculites, dispostas por vezes sobre níveis com evidência de *ripple-marks*. O ambiente deposicional seria francamente marinho, de águas cálidas e pouco profundo, com substratos brandos de grão fino e pequenos corpos recifais isolados, constituindo *patch-reefs*. O ecossistema era diversificado e nele proliferavam invertebrados bentónicos, sobretudo epifaunais vágeis, suspensívoros, mas também formas sésseis e alguns possíveis predadores.

A descoberta deste sítio paleontológico abre portas a futuros trabalhos na região, focados em especial nas áreas da paleontologia e estratigrafia, os quais, por sua vez, irão permitir uma melhor compreensão do Sistema Devónico em Portugal.

Palavras-chave: Taxonomia e idade, Paleoecologia, invertebrados marinhos, Devónico, S. Pedro da Cova (Portugal).

Abstract: The discovery and description of a new fossil site located near S. Pedro da Cova stands out the importance of the stratigraphic and paleontological study of the Devonian series from the Anticline of Valongo (North of Portugal). Its research mostly focused on the taxonomy of marine invertebrates, biostratigraphy, taphonomy and paleoecology, allowing to precise the age of the faunal association and its palaeoenvironmental reconstitution. The exceptional character of the site is evidenced by the presence of a diverse fauna, consisting mainly of rugose and tabulated corals, bryozoans, brachiopods, bivalves, tentaculites, crinoids and trilobites. As a whole, these taxa record significant aspects of the ecosystem existent in that sector of the Central Iberian Zone, during the Devonian. Nevertheless, the taphonomic preservation of many specimens does not allow determinations at the level of species, or even, of the genus.

The presence of the bizarre crinoid *Tiaracrinus quadrifrons* allows to precise the relative age of the association to the Emsian-Eifelian (Lower to Mid Devonian). The taxonomy of some trilobites and brachiopods also seems to support this hypothesis with respect to the age of the sampled succession.

Many oriented concentrations of tentaculites stand out in the fossil-association, sometimes arranged on levels with evidence of ripple-marks. The depositional environment would be fully-marine, with warm and shallow waters, with smooth, fine-grained substrates and small isolated reef bodies, such as patch-reefs. The ecosystem was diverse with proliferation of benthic invertebrates, including many free-lying epifaunal suspension-feeders, but also sessile forms and some possible predators.

The discovery of this paleontological site opens the door to future work in the region, focusing especially on the areas of palaeontology and stratigraphy, which, in turn, will allow a better understanding of the Devonian System in Portugal.

Keywords: Taxonomy and age, Palaeoecology, marine invertebrates, Devonian, S. Pedro da Cova (Portugal).

Introdução

O território de Portugal continental é caracterizado por uma extensa área ocupada por terrenos de idade paleozoica, ligados, no essencial, ao ciclo hercínico ou varisco (e.g. Dias *et al.*, 2013). Todos os sistemas representativos desta Era, com possível exceção de parte do Pérmico, encontram-se registados sob a forma de sucessões espessas de rochas sedimentares e metassedimentares com fácies marinhas, límnicas (e.g. Carbonífero de S. Pedro da Cova e Pejão) e siliciclásticas grosseiras (e.g. Permo-Carbonífero de Santa Cristina), onde representam diferentes paleoambientes e contextos de evolução paleogeográfica. Das unidades aqui referidas, as correspondentes ao Ordovícico constituem, sem dúvida, um dos conjuntos mais extensos e bem estudados (e.g. Delgado 1886, 1887, 1870, 1892, 1908; Carrington da Costa, 1929, 1931; Curtis, 1961; Henry *et al.*, 1973-1974; Romano, & Diggens, 1973-1974; Cooper, & Romano, 1982; Gutierrez-Marco *et al.*, 2009; Guy, & Lebrun, 2010). A quantidade significativa de afloramentos, muitos deles bastante ricos em conteúdo fóssil e com paleofaunas notáveis, particularmente no que respeita a trilobites, tem sido uma das razões apontadas para suscitar o interesse académico de numerosos autores, desde a época de Nery Delgado (1886) e de outros pioneiros do estudo do Paleozoico português. Embora em menor extensão, quer de afloramentos, quer de trabalhos publicados, o Silúrico (e.g. Sharpe, 1849; Delgado, 1875, 1908; Carrington da Costa, 1931; Romariz, 1957-1958, 1960, 1962; Piçarra *et al.*, 1995; Oliveira *et al.*, 2000) e o Carbonífero (e.g. Lima, 1888; Carrington da Costa, 1931; Teixeira, 1938a, 1938b;

Laurentiaux & Teixeira, 1950, 1958a, 1958b; Corsin & Lemos de Sousa, 1972; Lemos de Sousa & Oliveira, 1983; Loureiro *et al.*, 2010; Correia *et al.*, 2013, 2014a, 2014b, 2016, 2018a, 2018b, 2019a, 2019b, 2020; Pšenička *et al.*, 2017; Correia & Murphy, 2020) também têm sido alvo de estudos estratigráficos com o passar dos anos. Já o Devónico, por sua vez, apresenta uma amplitude geográfica e quantidade de bibliografia bastante reduzidas, quando comparado com os sistemas atrás referidos (e.g. Delgado, 1875, 1908; Priem, 1911; Carrington da Costa, 1931; Andrade, 1945; Mellado, & Thadeu, 1947; Teixeira, & Thadeu, 1967; Perdigo, 1967, 1972-1973a, 1972-1973b, 1974, 1977; Caprichoso, 2019). A grande maioria dos trabalhos paleontológicos sobre o Devónico português é alusiva aos afloramentos da Zona Ossa Morena (Sul de Portugal) (e.g. Perdigo, 1972-1973b; Teixeira, 1981; Piçarra, 1997; Pereira *et al.*, 1998; Le Menn *et al.*, 2002; Oliveira, 2006; Lopes *et al.* 2009 e Machado, 2009), sendo poucos os estudos levados a cabo na Região Centro e Norte do país (Zona Centro Ibérica) e ainda menos sobre este sistema no Anticlinal de Valongo (Delgado, 1908; Carrington da Costa, 1931; Freire, 1981; Cooper *et al.*, 2000; Dias *et al.*, 2013; Couto *et al.*, 1993, 2014; Domingos, 2014; Domingos *et al.*, 2020). Esta enorme dobra recumbente, varisca, orientada segundo NNW-ESSE (Carrington da Costa, & Teixeira, 1957; Medeiros *et al.*, 1980; Lemos de Sousa, 1984; Couto, 1993, 2014), é um dos locais de referência para o Paleozoico a nível mundial, aí podendo ser encontradas jazidas com paleofaunas variadas nas formações do Ordovícico, bem como uma paleoflora e uma paleofauna (sobretudo insectos) ricas e diversificadas nos enchimentos lacustres anexos à estrutura anticlinal, conhecidos como Bacia Carbonífera do Douro (e.g. Couto & Lourenço, 2008; Correia *et al.*, 2014).

A escassez de estudos paleontológicos, sobretudo em tempos recentes, sobre o registo fóssil das unidades do Devónico, motivou a realização do presente trabalho, baseado na descrição de uma nova jazida na região de S. Pedro da Cova, particularmente rica em invertebrados marinhos característicos deste intervalo estratigráfico e já, por nós, referenciada (Domingos, 2014). Neste sítio paleontológico com carácter excecional, destaca-se, em particular, a existência de concentrações de tentaculites orientadas segundo o sentido de paleocorrentes relacionadas com as características hidrodinâmicas do antigo ambiente deposicional (Domingos, *op. cit.*). A fauna associada a estes níveis, descrita no presente estudo, permite ampliar o conhecimento sobre paleobiodiversidade devónica presente na região. A presença do crinóide *Tiaracrinus quadriformis* (Domingos *et al.*, 2020), bem como a possível presença de determinados *taxa* de trilobites e braquiópodes permite restringir a idade da associação do afloramento estudado com maior precisão. A grande quantidade de fósseis amostrada, em paralelo com certos aspetos sedimentares observados, permitiu efetuar a reconstituição paleoecológica do paleoambiente deposicional e biótico ao tempo existentes neste sector paleogeográfico do Devónico português.

Localização e enquadramento geológico

O afloramento estudado situa-se próximo de S. Pedro da Cova, a leste da cidade do Porto, inserindo-se na mancha correspondente ao flanco inverso do Anticlinal de Valongo (noroeste de Portugal), localizado na Zona Centro Ibérica (Fig. 1).

Esta extensa estrutura anticlinal integra uma sucessão deformada de rochas metamórficas de baixo grau, abrangendo o Câmbrio Inferior, o Ordovício, o Silúrico e o Devónico Inferior. Trata-se de um dobramento assimétrico, de origem varisca (Fernandes, 2005), orientado e alongado segundo NNW-ESSE, com eixo mergulhando entre 5° a 15° para SW e plano axial inclinando 60° para NE (Couto, 1993). O flanco normal, localizado a este, possui uma inclinação de 35° para NE e estende-se por 20 km desde Valongo até leste de Castelo de Paiva, até ser interrompido por granitos nessa região (Couto, *op. cit.*). Segundo a mesma autora, surge a oeste o flanco inverso, praticamente verticalizado, que se estende ao longo de cerca de 50 km até as vizinhanças de Castro Daire, sendo interrompido, também, por intrusões granitóides. Adjacentes ao Anticlinal de Valongo surgem depósitos de rochas carboníferas, posteriormente deformados pelo tombamento desta grande dobra (e.g. Couto, *op. cit.*).

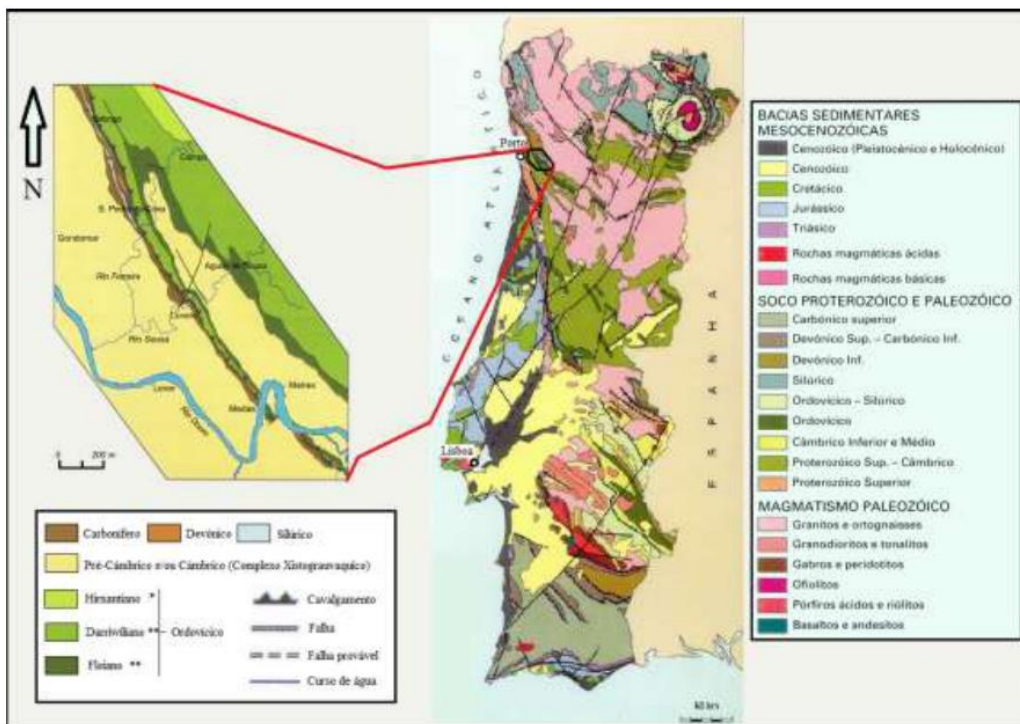


Figura 1. Enquadramento geológico do Anticlinal de Valongo (mapa geológico modificado de INETI (ex-instituto Geológico e Mineiro) com vista parcial do Anticlinal de Valongo. A legenda alude ao esboço geológico da referida estrutura anticlinal. (Adaptado de Fernandes, 2005).

No flanco inverso da estrutura é possível observar-se uma transição gradual do Silúrico para o Devónico, sendo este último mais fossilífero (Dias *et al.*, 2013). Trata-se de uma extensão dos afloramentos a norte de Laúndos e Guindões, atribuídos por Lemos de Sousa (1984) ao Lochkoviano e Pragiano-Emsiano, respetivamente.

O Devónico local compreende duas formações, designadas por Telheiras e Sobrado (Pereira, 1992, *in* Dias *et al.*, 2013). Segundo estes autores a Formação de Telheiras compreende dois membros, dos quais o inferior regista uma sucessão de leitos métricos com intercalações de metarenitos e filitos de tom cinzento-esbranquiçado, recobertos por estratos espessos de

quartzito esbranquiçado, metagrauvaques argilosos e micáceos, metarenitos e filitos micáceos. O seu conteúdo paleontológico inclui braquiópodes, crinoides, trilobites e restos ictiológicos. Por sua vez, o membro superior regista leitos de arenitos de tom avermelhado, amarelado ou acinzentado, terminando por brecha limonítica de falha.

Já a Formação de Sobrado, presente na parte norte da estrutura (Delgado, 1908; Pereira, 1992 *in* Dias *et al.*, 2013), é composta a topo por uma sucessão de 300 m de bancadas quartzíticas e alternâncias de psamitos, xistos e grauvaques, muitas vezes de tons escuros. A parte inferior desta unidade foi atribuída ao Silúrico (Pereira, 1992; Oliveira *et al.*, 2000 *in* Dias *et al.*, 2013).

As associações faunísticas descobertas no Devónico do Anticlinal de Valongo foram referidas por Carrington da Costa (1931), Carrington da Costa & Teixeira (1957), Medeiros *et al.* (1980), Freire (1981), Lemos de Sousa (1984) e Couto (1993, 2014). Mais recentemente, Caprichoso (2019) descreveu diversos *taxa* de trilobites do Anticlinal de Valongo e Domingos *et al.* (2020) descreveram a primeira ocorrência do crinoide *Tiaracrinus* na Península Ibérica, com base em espécimes descobertos, em parte, no Devónico desta estrutura anticlinal. Por sua vez, Dias *et al.* (2013) apresentam uma síntese atualizada da estratigrafia e das principais faunas existentes.

O local onde se efetuou o presente estudo paleontológico e paleoecológico corresponde a uma sanja (Fig. 2) aberta junto da escavação inicial que levou à descoberta e limpeza deste novo afloramento (Coordenadas: 41° 09'13",24 N; 008° 29'48",77 O). A sucessão exposta no local foi representada através de dois pequenos perfis estratigráficos, designados por A e B, dos quais o primeiro no interior da sanja, após terminada a escavação (Fig. 3). O segundo foi levantado lateralmente, a alguns metros de distância, do lado oposto de um pequeno dobramento que afetou o conjunto de estratos.



Figura 2. Delimitação da área de quadrícula constituente da sanja, através de um cabo, antes de se iniciar a escavação.

A área estudada é composta por siltitos de tons cinza e azulado dominantes, intercalados com vários níveis oxidados e, na sua maioria, fossilíferos, a partir dos quais se amostrou a associação faunística de invertebrados marinhos devónicos. Foi também reconhecida a existência de *ripple-marks* assimétricos (Fig. 4) que, em adição às concentrações orientadas *post-mortem* de tentaculites, fornecem importantes dados sobre a dinâmica ambiental ao tempo da deposição.

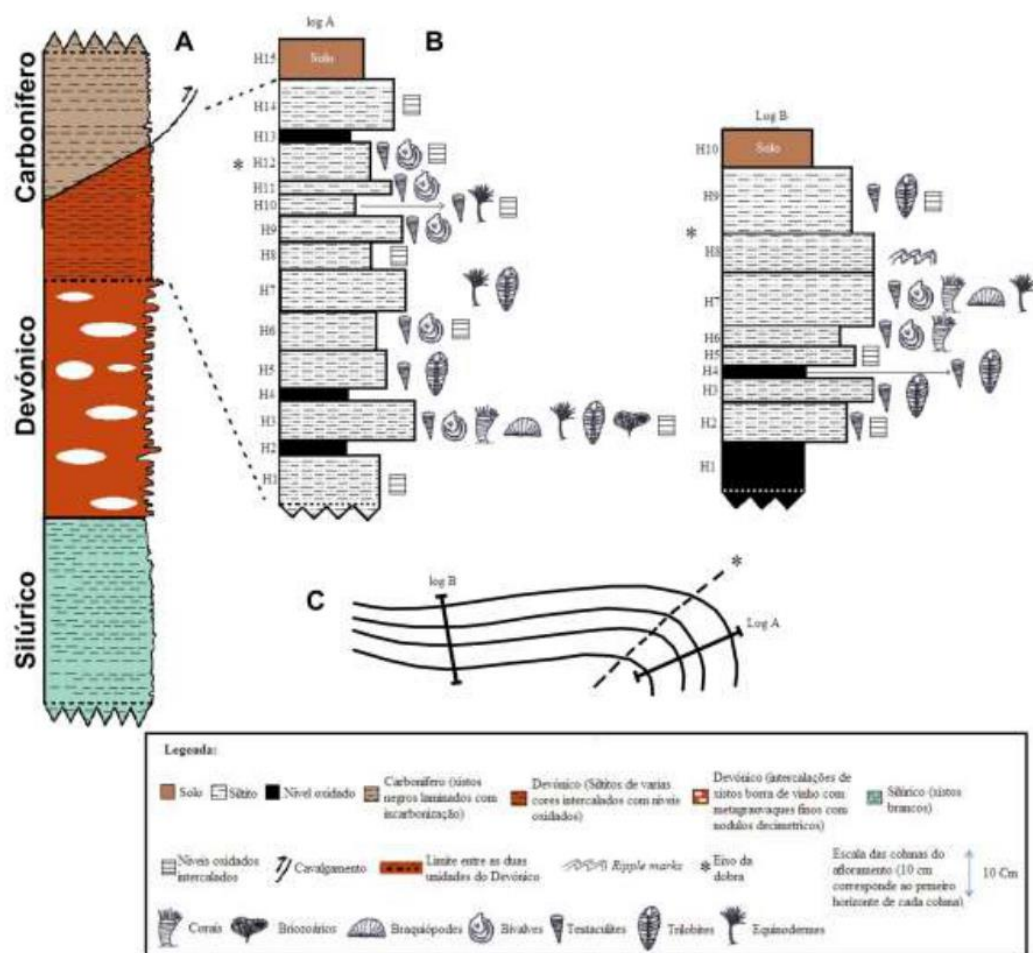


Figura 3. Estratigrafia do afloramento. A. Coluna estratigráfica apresentando o encaixe do Devónico nas litologias a teto e a muro. Possanças: Silúrico: mais de 20 m; Devónico (unidade a muro): cerca de 10 a 12 m; Devónico (onde se encontra a jazida): cerca de 8 m e Carbonífero: não medido. B. Colunas estratigráficas (Log A e B) da jazida. C. Representação esquemática do dobramento com a localização dos perfis estratigráficos A e B.

Metodologia

O estudo efetuado teve início através de um reconhecimento preliminar de campo, efetuado com suporte de levantamentos cartográficos já existentes, nomeadamente as folhas nº 9-C Porto e nº 9-D Penafiel da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000 (Costa & Teixeira, 1957; Medeiros *et al.*, 1980; Lemos de Sousa, 1984). Com a descoberta do afloramento, levou-se a

cabo um levantamento cartográfico de precisão dos afloramentos existentes em redor. Durante esta fase foi efetuada uma primeira colheita de amostras paleontológicas, durante sucessivas idas ao campo, com o objetivo de incrementar a amostragem faunística e de estimar a paleodiversidade do local. Procedeu-se, seguidamente, à abertura de uma sanja, cuja área abrangida foi orientada, dimensionada e delimitada com recurso a estacas unidas por um cabo.

Neste local procedeu-se a uma amostragem exaustiva da associação-fóssil nos vários estratos individualizados e ao levantamento de pequenos perfis estratigráficos (A e B) com descrição das litologias e estruturas sedimentares. Procedeu-se, ainda, a registos fotográficos e à recolha de amostras orientadas para medição de paleocorrentes. Para a extração das amostras foram utilizadas enxadas e picaretas para abrir caminho e remover porções de rocha de dimensões consideráveis, as quais, depois, eram quebradas com recurso a martelos de geólogo, para se extraírem os fósseis.



Figura 4. Amostra orientada *in situ* contendo *ripple-marks*.

Na fase seguinte, de pesquisa bibliográfica e de laboratório, procedeu-se à recolha exaustiva de literatura sobre o Devónico e suas faunas, com maior incidência sobre os registos deste intervalo em território português e na Zona Centro Ibérica do maciço varisco. Em paralelo, efetuou-se uma pesquisa relativa à taxonomia, biostratigrafia e paleobiologia de invertebrados do Paleozoico.

Depois de colhidas no campo, as amostras com espécimes foram preparadas num laboratório de geologia da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto (FCUP), com recurso a uma ferramenta vibratória e, posteriormente, observadas (no caso de exemplares de pequenas dimensões) à lupa binocular num dos laboratórios de ótica da respetiva instituição. Para alguns destes exemplares foram elaborados moldes em latex, para melhor se estudarem. Estes moldes foram sujeitos a vapores de óxido de magnésio que realçam características morfológicas da

superfície destas réplicas, as quais, de outra forma, seriam difíceis de observar. Por fim, os moldes em latex foram reforçados com uma tira de gaze no verso, de forma a lhes conferir mais resistência. Depois de preparados, foram ainda fotografados à lupa binocular, para posterior estudo e figuração.

Composição taxonómica

Foram recolhidas cerca de 1 500 amostras no afloramento estudado, com taxa pertencentes a nove grupos maiores de invertebrados marinhos (Fig. 5; Tab. 1). Esta coleção encontra-se conservada no Departamento de Ciências Terra da Universidade Nova de Lisboa, acessível à comunidade científica. A generalidade dos espécimes apresenta um grau de deformação relativamente elevado, derivado de processos diagenéticos e tectónicos. As tentaculites constituem o grupo numericamente dominante, surgindo também, com alguma frequência, trilobites, artículos de crinoides isolados, braquiópodes e bivalves. De forma menos comum, surgem corais rugosos. As ocorrências raras a ocasionais correspondem a crinoides mais ou menos completos ou cálices isolados, corais tabulados e Philocarídeos. A associação-fóssil caracteriza-se da seguinte forma:

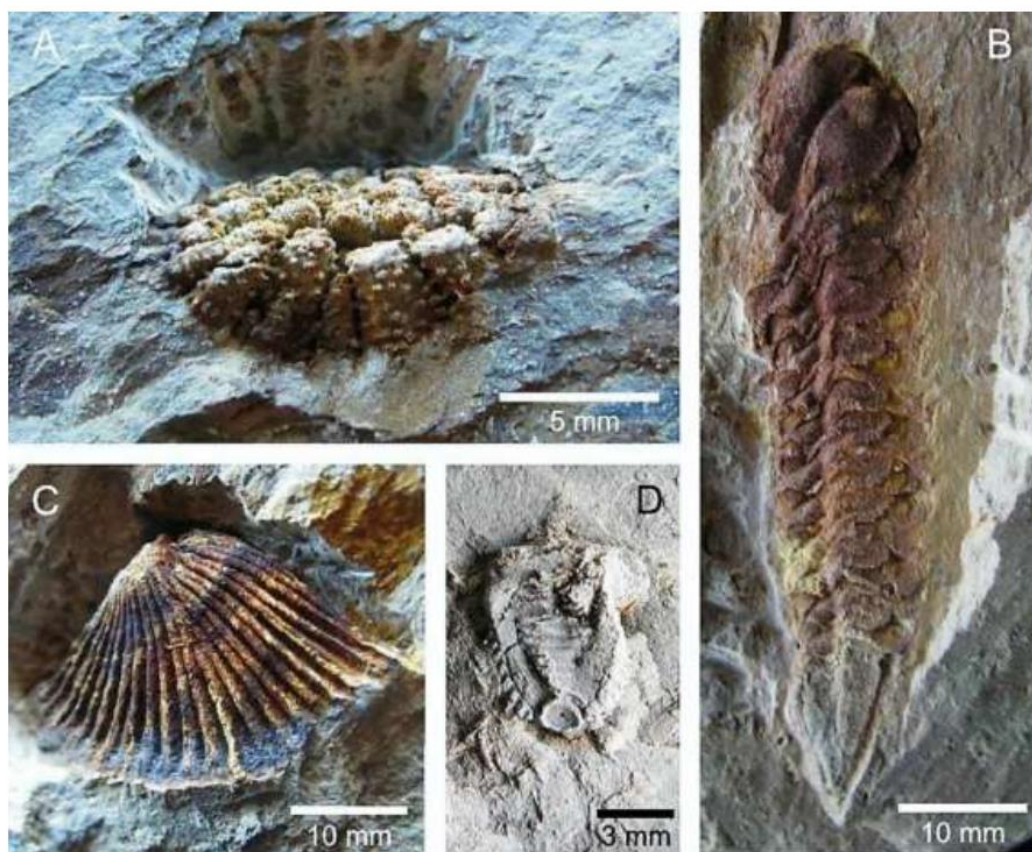


Figura 5. Alguns exemplos da associação faunística presente no Devónico do Anticlinal de Valongo. A. Coral tabulado indeterminado. B. Exemplar completo de *Eocryphops* sp.? C. Coral rugoso indeterminado. D. Molde em latex de *Tiaracrinus quadriformis*.

Briozoa

Todos os espécimes amostrados integram a família Fenestellidae, não sendo possível uma classificação mais aprofundada, dado o seu grau de conservação. São de tamanho reduzido.

Brachiopoda

Os espécimes são, na sua maioria, de reduzidas dimensões. A sua classificação de detalhe é difícil e, em muitos casos, mesmo impossível, dado o mau estado de preservação. Classificou-se, ainda que por tentativa, *Nadiastrophia?* sp. ou, em alternativa, *Plectodonta minor?* (Domingos *et al.*, 2020). Estes espécimes apresentam, na sua generalidade, leves costilhas transversais à concha.

Bivalvia

Os bivalves presentes são, também, de dimensões reduzidas e de difícil classificação. Apresentam superfície simples, com a ornamentação reduzida a linhas de crescimento. O formato das conchas pode ser redondo ou mais raramente alongado.

Tentaculitida

Consistem em pequenos espécimes de dimensão milimétrica, mas muito abundantes na jazida. As conchas são finas e alongadas, cilindro-cónicas, não preservando a parte embrionica e, em alguns exemplos, apresentam ornamentação sob forma de costilhas. A grande maioria dos exemplares é indeterminada ou de difícil classificação.

Crinoidea

Os crinoides estão representados, sobretudo, por artículos isolados e, mais raramente, por cálices ou quase completos. São de difícil classificação. Domingos *et al.* (2020) identificaram e descreveram dois espécimes de *Tiaracrinus quadriformis* representados por cálices isolados e ligeiramente deformados, que tem importantes implicações para biostratigrafia do local estudado.

Trilobita

Apesar de comuns, as trilobites são também de difícil classificação, dado o seu estado e dimensão. A vasta maioria dos exemplares consiste em restos de indivíduos muito fragmentados, muitas vezes oxidados e deformados. No entanto, é possível concluir-se que a maioria integraria o grupo das Phacopinæ, com base no posicionamento da glabella em relação aos olhos que são do tipo esquisocroal. Estes olhos eram, na sua maioria, reduzidos, com poucas lentes e localizados próximos da borda cefálica. Com base nestas características morfológicas e num único exemplar completo, classificou-se tentativamente estas trilobites de olhos reduzidos como pertencentes ao género *Eocryphops*. Nos espécimes de S. Pedro da Cova os olhos parecem

estar mais afastados da glabella do que seria de esperar para este género; no entanto, tal pode dever-se a deformação ou a variação interespecífica (Domingos *et al.*, 2020).

Para além destas trilobites, também foram amostrados Phacopinae de olhos maiores e com mais lentes, que são indeterminadas, bem como alguns pigídios isolados com espinhos tentativamente atribuídos a subfamília Asteropyginae.

Phyllocarida

Um espécime isolado foi recolhido na jazida. Trata-se de uma carapaça de artrópode parcialmente preservada, retendo vestígios de ornamentação superficial (ainda que preservada numa extensão mínima do espécime) e com segmentação bem clara. O fóssil foi putativamente atribuído ao grupo dos Phyllocarida devido ao formato geral da carapaça, ao seu tamanho e ambiente em que foi encontrado.

Tabela 1. Diversidade relativa dos diferentes grupos taxonómicos amostrados.

Grupo taxonómico	Muito comum	Comum	Frequente	Raro/ocasional
Corais rugosos			x	
Corais tabulados		x		x
Braquiópodes articulados		x		
Moluscos bivalves	x			
Tentaculites		x		
Crinóides (cálice ou pedúnculo)				x
Trilobites		x		
Phyllocarida				x

Reconstituição paleoambiental da associação fóssil

Ao representar os restos de uma comunidade marinha litoral, a associação fóssil estudada deverá ser interpretada como a relíquia de um conjunto de espécies que coexistiriam na interdependência diversos fatores abióticos do meio, tais como a salinidade, temperatura, luz, turbidez, profundidade, teores de oxigénio e substrato, como parte de um antigo ecossistema análogo, em certa medida, aos seus congéneres atuais (e.g. Dodd & Stanton, 1990; Brenchley, *et al.*, 1998). Desta forma, a junção de dados de natureza sedimentar, de fatores abióticos e requisitos ecológicos inferidos para os diferentes *taxa* identificados, permitem inferir que a sucessão fossilífera amostrada é indicadora um paleoambiente pouco profundo, com batimetria posicionada dentro da zona fótica, entre a parte inferior do andar litoral e o andar infralitoral. A salinidade apresentava teores normais dentro dos valores admissíveis para meios mixoeuhalinos, estando presentes organismos estenohalinos (e.g. corais e crinóides). O meio era caracterizado por fraca agitação, se bem que sujeito a correntes de deriva causadas por ondulação, suficientes para a formação de superfícies com *ripple-marks* de crista ligeiramente assimétrica, indicando possíveis fenómenos de fluxo e refluxo de maré. O fundo era móvel e de

natureza siliciclástica, com granulometria fina, silto-arenosa. Os níveis de oxigénio dissolvidos na água permitiam a propagação de uma diversa gama de grupos taxonómicos representativos da infauna e, sobretudo, da epifauna, através de espécies sésseis ou com diferentes graus de mobilidade. Estes dados permitem supor, também, a partir composição taxonómica da associação faunística, que deveriam estar presentes pequenos *patch-reefs*, disseminados no substrato fino e brando (Fig. 6).



Figura 6. Bloco diagrama representando uma tentativa de reconstrução paleoambiental do afloramento estudado. 1. *Tiaracrinus quadrifrons*. 2. Outros crinoides. 3. Corais rugosos. 4. Corais tabulados. 5. Braquiópodes. 6. Bivalves epibentónicos. 7. Bivalves endobentónicos. 8. Trilobites Asteropyginae. 9. Trilobites Phacopinae. 10. Tentaculites com estilo de vida sedentário, segundo Cornell *et al.* (2003). 11. Briozoários Fenestellidae. 12. Outros briozoários. 13. *Ripple-marks*. A figura não se encontra à escala. (adaptado de Domingos *et al.*, 2020).

O tipo trófico da grande maioria das espécies seria o suspensívoro, embora seja possível que outros estivessem presentes. Com apreciável mobilidade, as trilobites deslocavam-se por entre as pequenas bioconstruções de corais rugosos e tabulados, com braquiópodes, bivalves e crinoides, tais como *Tiaracrinus*, a eles associados. A par dessas trilobites, também é possível que se encontrassem, em degrau mais elevados da pirâmide trófica, espécimes de Phyllocarida, em atividade predatória. Por analogia com Gon III (2008), as trilobites (Phacopina) presentes na associação poderiam ter sido os predadores da área, pois a sua glabella de grandes dimensões e expandida anteriormente, propõe a existência de um sistema digestivo de grandes dimensões, o que permitiria digerir os restos das suas presas.

Já os crinoides seriam característicos de um tipo trófico suspensívoro, necessitando como tal de alguma agitação do meio, nomeadamente de uma corrente de fundo que transportasse pequenas partículas alimentares até aos seus braços filtradores. Os corais rugosos e tabulados seguem o mesmo método de alimentação dos crinóides.

Por fim, de todos os grupos abordados, as tentaculites são o que apresenta maior incerteza quanto ao que teriam sido o seu modo de vida e os seus requisitos ecológicos. De acordo com Cornell *et al.* (2003), têm sido várias as interpretações propostas para a paleoecologia destes estranhos animais, incluindo as planctónicas, epiplanctónicas, nectónicas, bentónicas, nectobentónicas, epibentónicas, ou ainda, endobentónicas. Vários espécimes estudados pelo mesmo Autor, sugerem um estilo de vida endobentónico sedentário, o qual consideramos como o mais provável no presente estudo (Fig. 7).

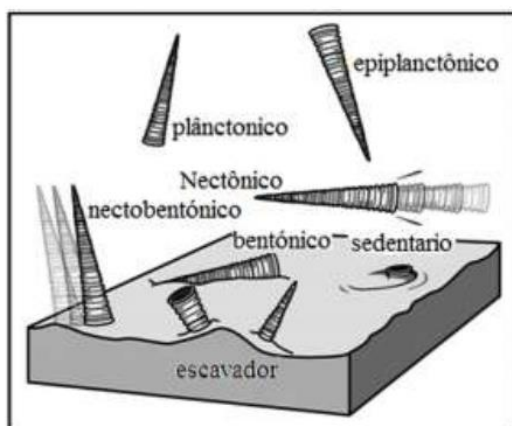


Figura 7. Esquematização dos vários estilos de vida propostos para as tentaculites, sendo que evidências fósseis parecem sugerir um modo de vida sedentário (adaptado de Cornell *et al.*, 2003).

Pressupõe-se, ainda, que, no ambiente deposicional estudado, existiria uma corrente de deriva de fundo com energia suficiente para orientar preferencialmente concentrações *post-mortem* de conchas de tentaculites, segundo N165° (Fig. 8), assim como para originar a formação de *ripple-marks* assimétricos em sedimentos finos, silto-arenosos. Esta fração granulométrica permite pressupor que a velocidade da corrente seria, ainda assim, algo reduzida, pelo que a agitação do meio deveria ser moderada e, conseqüentemente, a turbidez bastante fraca, pois seria incapaz de levantar volumes consideráveis de partículas sedimentares do fundo e de as transportar em suspensão. Também a presença corais e de crinóides estenotípicos deverá estar de acordo com estes pressupostos.

Considerações finais

A jazida e a associação fóssil ora documentada em S. Pedro da Cova constituem um contributo para o conhecimento paleontológico, paleobiológico e paleogeográfico do Devónico da Zona Centro Ibérica, em Portugal. O elenco faunístico amostrado é composto por corais rugosos e tabulados, briozoários, braquiópodes, bivalves, concentrações orientadas de tentaculites, crinoides, trilobites e, possivelmente, Phyllocarida. O grau de preservação tafonómica da grande maioria dos espécimes não permitiu a sua classificação ao nível do género

ou espécie. No entanto, ainda assim, as características taxonómicas da associação permitiram inferir as características gerais da paleocomunidade e respetivo ambiente deposicional. Os poucos espécimes cuja preservação permitiu classificações mais detalhadas, revelaram pistas para a idade da sucessão exposta em afloramento, dentro do intervalo Emsiano-Eifeliano.

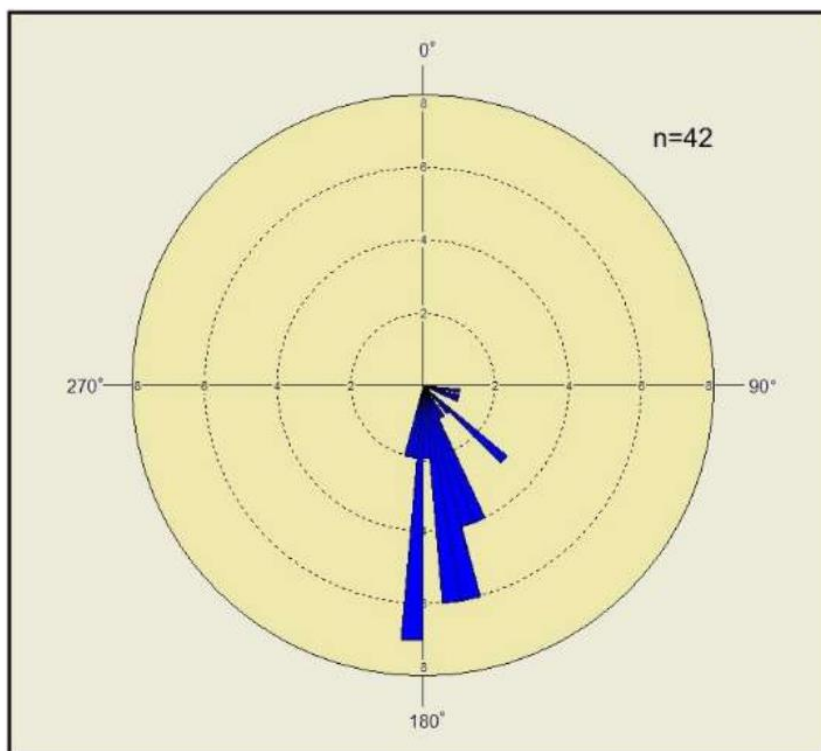


Figura 8. Diagrama de roseta resultante da projeção gráfica, no software ORIANA 4, de classes de frequência de valores azimutais corrigidos, referentes a 42 espécimes de tentaculites do Devónico do afloramento estudado, recolhidos em níveis laminados com *ripple-marks*. O resultado da projeção mostra evidências de reorientação biostratónica sob ação de uma paleocorrente.

Quanto ao paleoambiente, inferido a partir de dados sedimentológicos e do estudo dos invertebrados fósseis, foi possível reconhecer que, durante parte do Devónico, existiria neste setor do que é hoje o anticlinal de Valongo, uma faixa marinha litoral de águas cálidas e pouco profundas, com substratos brandos e finos, sobre os quais se desenvolveriam pequenos *patch-reefs* dispersos. Existiria, também, uma oscilação causada por ondulação, responsável por gerar *ripple-marks* de crista ligeiramente assimétrica, em que as características da corrente de deriva de fundo seriam suficientemente fortes para orientar preferencialmente conchas de tentaculites, sem levantar volumes significativos de sedimentos finos em suspensão. A vida proliferava neste ambiente francamente marinho, estando presentes organismos bentónicos de vários tipos, desde epifaunais vágeis e suspensívoros, até formas sésseis e a alguns possíveis predadores.

Dedicatória: os autores dedicam este estudo à memória da Prof. Doutora Celeste Romualdo Gomes (1962-2016) e ao seu importante contributo para a Geologia de Portugal.

Agradecimentos: O presente estudo contou com o suporte material e financeiro dos centros de investigação CITEUC - Centro de Investigação da Terra e do Espaço da Universidade de Coimbra, e GEOBIOTEC - GeoBioCiências, GeoEngenharias e GeoTecnologias, ambos com financiamento plurianual da FCT. Os autores agradecem ainda ao Departamento de Geociências, Ambiente e Ordenamento do Território da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, por disponibilizar um dos seus laboratórios para o estudo e observação dos espécimes fósseis.

Referências bibliográficas

- Andrade, M.M. (1945). Fenestelídeos e Acantoclacídeos do Devónico de Laundos. *Anais da Faculdade de Ciências do Porto*, 30: 110-115.
- Brenchley, P.J., Brenchley, P., & Harper, D. (1998). *Palaeoecology: Ecosystems, Environments and Evolution*. Florida, USA: CRC Press.
- Caprichoso C. (2019). *Trilobites Calymenina do Devónico de Portugal - uma Revisão*. Dissertação de Mestrado (não publicada). Monte de Caparica e Évora, Portugal: Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade Nova de Lisboa e Colégio Luís António Verney, Universidade de Évora.
- Carrington da Costa, J. (1929). *Novos elementos para o estudo geológico da região de Valongo*. Porto: Empresa Industrial Gráfica.
- Carrington da Costa, J. (1931). *O Paleozóico Português (síntese e crítica)*. Tese de Doutoramento. Porto, Portugal: Faculdade de Ciências da Universidade do Porto.
- Carrington da Costa, J., & Teixeira, C. (1957). *Notícia explicativa da folha nº 9-C (Porto) da Carta Geológica de Portugal à escala 1/50 000*. Lisboa, Portugal: Serviços Geológicos de Portugal.
- Cooper, A., & Romano, M. (1982). The Lower Ordovician stratigraphy of Dornes - Figueiró dos Vinhos area, central Portugal with descriptions of *Merostomichnites* ichnosp. and *Rosselia socialis*, two previously unrecorded trace fossils. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 68(1), 73-82.
- Correia, P., Bashforth, A.R., Šimůnek, Z., Cleal, C.J., Sá, A.A., & Labandeira, C.C. (2020). The history of herbivory on sphenophytes: a new calamitalean with an insect gall from the Upper Pennsylvanian of Portugal and a review of arthropod herbivory on an ancient lineage. *International Journal of Plant Sciences*. (<https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdfplus/10.1086/707105>)
- Correia, P., & Murphy, J.B. 2020. Iberian-Appalachian connection is the missing link between Gondwana and Laurasia that confirms a Wegenerian Pangaea configuration. *Scientific Reports*, 10, 2498.
- Correia, P., Murphy, J.B., Sá, A.A., Domingos, R., & Flores, D. (2013). First Palaeozoic arachnid from Portugal and implications for Carboniferous palaeobiogeography. *Geological Journal*, 48, 101-107.

- Correia, P., Sá, A.A., Murphy, J.B., Šimůnek, Z., & Flores, D. (2016). *Lesleya Lesquereux* from the Pennsylvanian of the Iberian Massif: part of a dryland megaflora from the Variscan orogen, northwestern Portugal. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 53, 883-895.
- Correia, P., Šimůnek, Z., Pšeničk, J., Sá, A.A., Domingos, R., Carneiro, A., & Flores, D. (2014a). New paleobotanical data on the Portuguese Pennsylvanian (Douro Carboniferous Basin, NW Portugal). *Comunicações Geológicas*, 101 (Especial I), 409-414.
- Correia, P., Šimůnek, Z., Sá, A.A., & Flores, D. (2018a). A new Late Pennsylvanian floral assemblage from the Douro Basin, Portugal. *Geological Journal*, 53(6), 2507-2531.
- Correia, P., Šimůnek, Z., Cleal, C.J., & Sá, A.A. (2018b). *Douropteris alvarezii* gen. nov., sp. nov., a new medullosalean pteridosperm genus from the early Gzhelian (Late Pennsylvanian) of Douro Basin (NW Portugal). *Geological Journal*, 54(3), 1567-1577.
- Correia, P., Schubnel, T., & Nel, A. (2019a). What is the roachoid genus *Eneriblatta* (Dictyoptera: Phylloblattidae) from the Carboniferous of Portugal. *Historical Biology*. (DOI: 10.1080/08912963.2019.1661407)
- Correia, P., Šimůnek, Z., Cleal, C.J., Vallois, B., Domingos, R. & Sá, A.A. (2019b). On a new species of the calamitalean fossil-genus *Annularia* from the Douro Basin (lower Gzhelian; NW Portugal). *Historical Biology*. (doi.org/10.1080/08912963.2019.1613391)
- Correia, P., Nel, A., Sá, A.A., Domingos, R., Carneiro, A. & Flores, D. (2014b). A new Palaeodictyoptera from the Late Carboniferous of Portugal. *Annales de la Société Entomologique de France*, (n.s.), 49(4), 398-401.
- Cornell, S. Brett, C., & Sumrall, C. (2003). Paleoeecology and Taphonomy of an Edrioasteroid dominated hardground association from Tentaculitid limestones in the Early Devonian of New York: a Paleozoic rocky peritidal community. *Palaos*, 18(3), 212-224.
- Corsin, P., & Lemos de Sousa, M.J. (1972). Sur la découverte de deux fossiles dans le Carbonifère de São Pedro da Cova (Portugal). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 92, 9-12.
- Couto, H. (1993). *As mineralizações de Sb-Au da região Dúrico-Beirã*. Tese de Doutoramento (não publicada), Porto, Portugal: Faculdade de Ciências da Universidade do Porto.
- Couto, H., & Lourenço, A. (2008). Ordovician Trilobites from Valongo Anticline: an historical and scientific heritage. In I. Rábano, R. Gozalo, & D. García-Bellido (Eds.), *Advances in Trilobite Research* (pp. 79- 83). Madrid, España: Instituto Geológico y Minero de España.
- Couto, H. Knight, J., & Pinto de Jesus, A.P. 2014. Paleozoico da área metropolitana do Porto: Estratigrafia, Paleontologia e mineralizações associadas. IX Congresso Nacional de Geologia/ II Congresso de Geologia dos Países de Língua Portuguesa. *Memórias (Universidade do Porto)*, 20, 57-71.
- Curtis, M.L.K. (1961). Ordovician trilobites from the Valongo area, Portugal. Cheiruridae, Pliomeridae and Dionidae. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 14, 1-16.
- Delgado, J.F.N. (1870). Breves apontamentos sobre os terrenos paleozoicos do nosso paiz. *Revista de Obras Publicas e Minas*, 1, 15-27; 3-4, 98-110; 6, 168-175.

- Delgado, J.F.N. (1875). Terrenos Paleozoicos de Portugal. Sobre a existência do Terreno Siluriano no Baixo Alemtejo (Memoria Apresentada à Academia Real das Sciencias de Lisboa). Lisboa, Portugal: Typographia da Academia Real das Sciencias.
- Delgado, J.F.N. (1886). Estudo sobre os Bilobites e outros Fosseis das Quartzites da Base do Systema Silurico de Portugal. Lisboa, *Typographia da Academia Real das Sciencias*.
- Delgado, J.F.N. (1887). Estudo sobre os Bilobites e outros fosseis das quartzites da base do Systema Silurico de Portugal, Supplemento, Lisboa, *Typographia da Academia Real das Sciencias*.
- Delgado, J.F.N. (1892). Fauna Silurica de Portugal. Descrição de uma nova forma de Trilobite, *Lichas (Uralichas) riberoi*. *Memórias da Comissão dos Trabalhos Geologicos de Portugal* s.n., 1-31.
- Delgado, J.F.N. (1905). Contribuições para o estudo dos terrenos paleozóicos. *Comunicações da Comissão Geológica de Portugal*, 6, 56-122.
- Delgado, J.F.N. (1908). Système Silurique du Portugal. Étude de stratigraphie paléontologique. *Memórias da Comissão Geológica de Portugal*, s.n., 1-247.
- Delgado, J.F.N. (1910). Terrains Paléozoiques du Portugal. Étude sur les fossiles des schistes à *Nereites* de San Domingos et des schistes à *Nereites* et à graptolites de Barrancos. *Memórias da Comissão Geológica de Portugal*, s.n., 1-68.
- Dias, R., Ribeiro, A., Coke, C., Pereira, E., Rodrigues, J., Castro P., Moreira, N., & Rebelo J. (2013). Evolução estrutural dos sectores setentrionais do Autóctone da Zona Centro Ibérica In: R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha, & J. Kullberg (Eds.), *Geologia de Portugal*, vol. 1: *Geologia pré-mesozoica* (pp. 74-147). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Dodd, J.R., & Stanton, R.J. (1990). *Paleoecology. Concepts and applications*. 2nd. Edition. New York, USA: J. Wiley & Sons.
- Domingos, R. (2014). *Contribuição para o conhecimento da fauna do Anticlinal de Valongo (Norte de Portugal)*. Dissertação de Mestrado (não publicada). Monte de Caparica e Évora, Portugal: Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade Nova de Lisboa e Colégio Luís António Verney, Universidade de Évora.
- Domingos, R., Correia, P., Pinto de Jesus, A., Legoinha, P., & Callapez, P.M. (2020). First occurrence of *Tiaracrinus* (Crinoidea, Zophocrinidae) in the Devonian of Iberia: Biostratigraphical, palaeoecological, and palaeogeographical implications. *Geological Journal*, 2020. [<https://doi.org/10.1002/gj.3760>]
- Fernandes, I. (2005). *Percursos Geológicos no Sulco Carbonífero Dúrico-Beirão (Valongo-Gondomar-Castelo de Paiva)*. Coleção Ciências e Natureza. Porto: Edições Afrontamento.
- Freire, J. (1981). Bacia Carbonífera do Norte de Portugal. Os Jazigos de São Pedro da Cova e Do Pejão. *Estudos Notas e Trabalhos do Serviço de Fomento Mineiro*, 24(1-4), 1-380.
- Goon III, S.M. (2008). *Trilobite Feeding Habits*. Acedido a 29 de fevereiro de 2020, em <https://www.trilobites.info/feeding.htm>.
- Henry, J.L, Nion, J., Paris, F., & Thadeu, D., (1973-1974). Chitinozoaires, Ostracodes et Trilobites de l'Ordovicien du Portugal (Serra do Buçaco) et du massif Armorican: essai de

- comparaison et signification paléogéographique. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 57, 304-345.
- Laurentiaux, D., & Teixeira, C. (1950). Novos blatídios fósseis das bacias de Valongo, Portugal, e de Saint-Eloy-Les-Mines, França. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 31, 299-308.
- Laurentiaux, D., & Teixeira, C. (1958a). Um novo género de insecto paleodictióptero do Carbónico continental do Baixo-Douro (Portugal). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 12(3), 5-12.
- Laurentiaux, D., & Teixeira, C. (1958b). Ocorrência do género *Metoedischia* Mart, insectos protortópteros saltadores no Estefaniano do Baixo-Douro, Portugal. *Revista da Faculdade de Ciências, Série C: Ciências Naturais*, 6(2), 211-218.
- Le Menn, J., Gourvennec, R., Plusquelec, Y., Piçarra, J.M., Pereira, Z., Robardet, M., & Oliveira, J.T. (2002). Lower Devonian benthic faunas from the Barrancos area (Ossa Morena Zone, Portugal) and their paleobiogeographic affinities. *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 89, 19-38.
- Lemos de Sousa, M.J. (1984). Aditamento relativo ao Carbonífero. In: A.C. Medeiros, E. Pereira, & A. (Eds.), *Notícia Explicativa da folha 9-D (Penafiel) da Carta Geológica de Portugal na escala 1/50 000* (pp. 7-25). Lisboa, Portugal: Serviços Geológicos de Portugal.
- Lemos de Sousa M.J., & Oliveira, J.T. (Eds.) (1983). The Carboniferous of Portugal. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal (nova série)*, 29, 179-185.
- Lima, W. 1888. Flora fossil de Portugal. Monographia do género *Dicranophyllum* (Systema Carbonico). *Memórias da Comissão dos Trabalhos Geologicos de Portugal, s.n.*, 1-26.
- Lopes, G., Pereira, Z., Fernandes, P., Piçarra, J.M., & Oliveira, J.T. (2009). Silurian to Lower Devonian palynomorphs from Barrancos region, Ossa Morena Zone, Portugal: Preliminary results. Absts. Book CIMP Faro'09 - II Joint meeting of spores-pollen and acritarch Subcommissions, pp. 1-6.
- Loureiro, J.P., Correia, P., Nel, A., & Pinto de Jesus, A. (2010). *Lusitaneura covensis* nov. gen. & nov. sp., first Caloneuroidea from the Carboniferous of Portugal (Insecta: Pterygota: Panorthoptera). *Annales de la Société Entomologique de France*, (n.s.), 46(1-2), 242-246.
- Machado, G., Hladil, J., Koptikova, L., Fonseca, P.E., Rocha, F.T., & Galle, A. (2009). The Odivelas Limestone: evidence for a Middle Devonian reef system in western Ossa-Morena Zone (Portugal). *Geologica Carpathica*, 60(2), 121-137.
- Medeiros, A., Pereira, A., & Moreira, A. (1980). *Notícia explicativa da folha 9-D (Penafiel), da Carta Geológica de Portugal na escala 1/50 000*. Lisboa, Portugal: Serviços Geológicos de Portugal.
- Mellado, M.T., & Thadeu, D. (1947). Trilobites do Devónico Inferior português. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 28, 265-296.
- Nascimento, N., Nascimento, I., & Melo, S. (2008). Testes de precisão ecotoxicológicos em *Chinometra lucunter* (Equinodermata, Chinoidea). Caracterização da sensibilidade

- embriolarval a variações de factores ambientais. *Diálogos, & Ciência, Revista da rede de ensino FCT*, 6, 105-121.
- Guy, P.M., & Lebrun, P. (2010). Les trilobites de l'Ordovicien du Portugal. *Fossiles* (hors-serie), 1, 41-88.
- Gutierrez-Marco, J.C., Sá, A.A., Garcia-Bellido, D.C., Rabano, I., & Valerio, M. (2009). Giant trilobites and trilobite clusters from the Ordovician of Portugal. *Geology*, 37(5), 443-446.
- Oliveira, J., Horn, M., Kullmann, J., & Paproth, E. (2006). Recent advances on the Upper Devonian palynostratigraphy of the Pulo do Lobo Domain, South Portuguese Zone, Portugal. In J. Bek, R. Brocke, J. Daskova, & O. Fatka (eds.), *Palaeozoic Palynology in Space and Time* 8 pp. 42-43). Prague, Czech Republic: Institute of Geology and Academy of Sciences.
- Oliveira, J.T., Piçarra, J.M., Pereira, Z., Meireles, C., & H. Couto (eds.) (2000). *Silurian to Carboniferous successions of the SW Iberian Massif (Portugal)*. Field trip book of the VIII International Meeting of IGCP 421. Évora, Portugal: University of Évora.
- Perdigão, J.C. (1967). Descoberta de Mesodevónico em Portugal (Portalegre). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 52, 27-48.
- Perdigão, J.C. (1972-1973a). A fauna das grés e quartzitos silúricos e devónicos de Portalegre e a sua posição estratigráfica. *Comunicações dos Serviços Geológico de Portugal*, 56, 5-32.
- Perdigão, J.C. (1972-1973b). O Devónico de Barrancos (Paleontologia e Estratigrafia). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 56, 33-54.
- Perdigão, J.C. (1974). O Devónico de Portalegre. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 57, 203-225.
- Pereira, Z., Piçarra, J.M., & Oliveira, J.T. (1998). Palinomorfos do Devónico Inferior da região de Barrancos (Zona de Ossa Morena). Actas do V Congresso Nacional de Geologia, *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 84(1), A18-21.
- Perdigão, J.C. (1977). O Devónico de S. Félix de Laundos. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 61, 13-32.
- Piçarra, J.M. (1997). Nota sobre a descoberta de graptólitos do Devónico Inferior na Formação de Terena, em Barrancos (Zona de Ossa Morena). In A. Araújo, & F. Pereira (eds.), *Estudos sobre a Geologia da Zona de Ossa-Morena (Maciço Ibérico)*. Livro de homenagem ao Prof. Francisco Gonçalves (pp. 27-36). Évora: Universidade de Évora.
- Piçarra, J.M., Storch, P., Gutierrez Marco, J., & Oliveira, J.T. (1995). Characterization of the *Parakidograptus acuminatus* graptolite Biozone in the Silurian of the Barrancos region (Ossa Morena Zone, South Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 81, 3-8.
- Por, F.D. (1972). Hydrobiological notes on the high-salinity waters of the Sinai Peninsula. *Marine Biology*, 14(2), 111-119.
- Priem, F. (1911). Sur des poissons et autres fossiles du Silurien supérieur du Portugal. *Communicacoes da Comissão do Serviço Geologico de Portugal*, 8, 1-11.

- Pšenička, J., Correia, P., Šimůnek, Z., Sá, A.A., Murphy, J.B., & Flores, D. (2017). Revision of *Ilfeldia* and establishment of *Ovulepterus* gen. nov. from the Pennsylvanian of Europe, with a discussion on their concepts. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 236, 59-73.
- Romano, M., & Diggens, J.N. (1973-1974). The stratigraphy and structure of Ordovician and associated rocks around Valongo, North Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 57, 23-50.
- Romariz, C. (1957-1958). Graptolóides das formações faníticas do Silúrico de Entre Douro e Minho. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 12(3), 23-30.
- Romariz, C. (1960). Notas sobre graptolóides portugueses. *Boletim do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências, Lisboa*, 8(2), 165-168.
- Romariz, C. (1962). Graptólitos do Silúrico Português. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa*, 2ª Série, C, 10 (2), 115-312.
- Sharpe, D. (1849). On the geology of neighbourhood of Oporto, including the Silurian coal and slates of Vallongo. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 5 (1), 142-153.
- Teixeira, C. (1938). O Antracólítico do Norte de Portugal (novos elementos para a sua classificação). *Anais da Faculdade de Ciências do Porto*, 23(1), 33-46.
- Teixeira, C. (1939). Contribuição para o estudo do Estefaniano dos arredores do Porto. *Anais da Faculdade de Ciências do Porto*, 24(3), 172-191.
- Teixeira, C. (1981). O Eodévónico da região entre a fronteira de Barrancos e a vila de Serpa. *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa, Classe de Ciências*, 24: 105-125.
- Teixeira, C., & Thadeu, D. (1967). Le Dévonien du Portugal. *Proceedings of the International Symposium on the Devonian System*, Calgary, pp. 189-199.
- Ziegler, B. (1983). *Introduction to Palaeobiology: general Palaeontology*. Chichester, UK: Ellis Horwood Ltd.

8. Interesse geopatrimonial dos afloramentos devónicos da ZCI (Portugal)

8.1. Introdução

Segundo o Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas (ICNF), o património geológico pode ser definido como a variedade de elementos litológicos, fósseis, minerais e outras estruturas geológicas que, pela sua importância, representam um bem comum da humanidade e que deve ser preservado para futuras gerações.

Para entender o conceito de património geológico deve primeiro compreender-se o de geodiversidade, referindo-se a toda a diversidade geológica observável. De toda a geodiversidade existente, há alguns elementos de maior relevância que constituem o património geológico, entendido como o conjunto de recursos naturais geológicos com valor científico, cultural e/ou educacional, quer sejam formações e estruturas geológicas, geomorfologias e paisagens, minerais, rochas, fósseis, solos ou outras manifestações geológicas (Legoinha *et al.*, 2017).

O património geológico em Portugal tem sido subvalorizado relativamente a outros tipos de património mais reconhecidos como o biológico e o histórico. Isto deve-se à pouca importância atribuída a este tema pela sociedade, e resulta do desconhecimento geral (Brilha & Galopim de Carvalho, 2010). O património geológico encontra-se muitas vezes ameaçado devido a contínua expansão de infraestruturas e outras atividades antrópicas que destroem ou ocultam afloramentos e outras estruturas geológicas importantes para o entendimento da história do nosso planeta e da vida que nele habita. Os afloramentos do Devónico, abordados neste estudo, infelizmente não fogem a esta regra. Neste sentido, pretende-se aqui colocar em relevo esses locais fornecendo elementos para a possível definição de geossítios, e para a divulgação dos mesmos e do seu conteúdo paleontológico. Desta forma, tornar-se-ão ferramentas didáticas de educação no ensino das geociências e referências para o geoturismo, ajudando até a divulgar as próprias localidades onde se encontram inseridos, à semelhança de Arouca, que se tornou famosa pelas suas trilobites do Ordovícico, ou da Lourinhã pelos seus dinossauros do Jurássico.

8.2. Preservação das jazidas

Os afloramentos a serem preservados correspondem a pequenas áreas sobretudo em zonas de corte de estrada ou caminhos em zonas de floresta, com exceção da jazida junto à aldeia de Dornes que se encontra na margem do rio Zêzere, e apresentam potencialidade científica, didática e até mesmo turística. Isto deve-se à presença abundante de variado conteúdo

paleontológico (como atestam as descrições faunísticas feitas nesta dissertação), assim como a sua inserção no contexto geológico (e em alguns casos em contexto paisagístico) envolvente. A própria escassez de rochas devónicas em território nacional torna ainda mais importante a preservação destes locais. O primeiro passo será dar a conhecer este Período da história da Terra, ao público em geral, seguido da colocação nos respetivos locais de painéis com informação relativa ao seu enquadramento geológico, litologias e tipos de fósseis presentes, assim como a criação de uma rota turística que englobe estes locais e, eventualmente, de outros períodos geológicos da mesma área (uma rota do Paleozoico). Os afloramentos e geologia envolventes irão proporcionar aos visitantes um enquadramento dos afloramentos devónicos e a sua posição geral em relação às estruturas geológicas de maior dimensão em que se encontram inseridos (como por exemplo o afloramento de S. Pedro da Cova integrado no anticlinal de Valongo que por sua vez teve a sua deformação controlada pela ZCPTFA).

8.3. Aspetos relevantes dos geossítios propostos

O primeiro passo foi identificar aspetos de valorização dos vários geossítios abordados nesta tese. Estes encontram-se distribuídos por quatro localidades, Rates, S. Pedro da Cova, Dornes e Portalegre como já foi referido várias vezes em capítulos anteriores. Os fatores a ter em conta são: a raridade destes afloramentos e o seu conteúdo paleontológico.

8.3.1. Rates

Jazida 1

Região: Norte

Município: Póvoa de Varzim

Freguesia: Rates

Regime de propriedade: Privado

Aspetos notáveis: trata-se de um afloramento representativo de uma formação estudada desde 1911 e possui uma fauna única no Devónico português que inclui trilobites, filocarídeos, euripterídeos, bivalves, braquiópodes e principalmente restos de peixes. Estes últimos são os mais antigos vertebrados conhecidos em solo nacional e por isso são de uma importância extrema. Este afloramento poderá ser um dos últimos (se não mesmo o último) deste género, pois, durante os trabalhos de campo, foram levadas a cabo observações na área circundante que não possibilitaram reconhecer outros afloramentos desta formação, o que realça a necessidade de proteger este local.

Riscos potenciais: o local não se encontra em risco direto, no entanto a ausência de proteção deixa-o vulnerável à recolha de fósseis por parte de pessoal não autorizado, que por sua vez pode levar ao desaparecimento de espécimes em coleções privadas e a perda de valor científico dos mesmos, por falta da respetiva informação de proveniência e estratigráfica. A sua localização num terreno privado deixa-o ainda vulnerável à vontade do proprietário.



Figura 8.1 – Aspeto do afloramento da jazida 1, durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]

Jazida 2

Região: Norte

Município: Póvoa de Varzim

Freguesia: Rates

Regime de propriedade: Privado

Aspetos notáveis: este afloramento contém uma rica paleofauna constituída por trilobites, braquiópodes, tentaculites, crinoides, corais rugosos e tabulados, briozoários e bivalves e pertencem a uma formação devónica das quais já restam poucos afloramentos. Assim como para a jazida 1 de Rates também aqui se fez observações das áreas circundantes, não tendo sido encontrados outros afloramentos o que faz com que a sua proteção seja necessária. Nesta jazida

foi inclusive descoberta uma nova espécie de coral tabulado do género *Pleurodictyum* que reforça a importância de preservar este local para futuros estudos.

Riscos potenciais: assim como a jazida anterior, também esta não se encontra em risco direto, no entanto apresenta as mesmas vulnerabilidades que a anterior. O risco de colheita de fósseis por parte de amadores poderá aqui ser maior devido à maior presença de conteúdo paleontológico e das suas respetivas dimensões.



Figura 8.2 – Aspeto do afloramento da jazida 2, durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]

8.3.2. São Pedro da Cova

Região: Norte

Município: Gondomar

Freguesia: São Pedro da Cova

Regime de propriedade: Privado

Aspetos notáveis: esta jazida apresenta um conteúdo paleontológico rico, composto por trilobites, braquiópodes, briozoários, corais rugosos e tabulados, bivalves, crinoides, tentaculites e possíveis filocarídeos. Destes, merece destaque o crinoide *Tiaracrinus* descoberto neste local,

constituindo a nova ocorrência deste género na Península Ibérica juntamente com um espécime encontrado em Espanha. Este é também o único local conhecido em que surge a trilobite *Eocryphops* (?) em Portugal e que corresponde também a uma nova ocorrência a nível nacional. Este local é também um dos poucos contendo fósseis, dado que a mancha devónica do anticlinal de Valongo se encontra deformada de tal forma que faz com que vários afloramentos sejam estéreis sob ponto de vista paleontológico. Vários afloramentos fossilíferos (tais como os da região de Telheiras, a norte de S. Pedro da Cova) encontram-se ocultos pela urbanização, pelo que se torna importante proteger locais como este. Esta ocorrência vem enriquecer o já valioso património geológico do anticlinal de Valongo.

Riscos potenciais: o afloramento encontra-se numa plantação de eucaliptos e está dentro do Parque das Serras do Porto o que, por se tratar de uma área protegida, impede que este local seja ocupado por construções. Apesar disto, este afloramento pode ser também alvo de interesse por parte de colecionadores privados.



Figura 8.3 – Afloramento de São Pedro da Cova, durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]

8.3.3. Dornes

Região: Centro

Município: Ferreira do Zêzere

Freguesia: Nossa Senhora do Pranto

Regime de propriedade: Privado

Aspetos notáveis: os afloramentos desta região foram alvo do maior número de pesquisas científicas recentes e revelam uma paleofauna constituída sobretudo por braquiópodes, mas que também inclui corais, briozoários, crinoides, tentaculites e trilobites. Esta fauna é, assim como a dos locais anteriores, muito relevante para a compreensão do Devónico em Portugal e por isso estas ocorrências devem ser inventariadas no geopatrimónio português, e preservadas.

Riscos potenciais: o risco direto é baixo mas pode também sofrer com a colheita indevida de fósseis.



Figura 8.4 – Aspeto das litologias de Dornes, durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]

8.3.4. Portalegre

Região: Centro

Município: Portalegre

Freguesia: São Julião

Regime de propriedade: Privado.

Aspetos notáveis: o Devónico, nesta região, corresponde à maior extensão de litologias deste período e os locais estudados correspondem a uma faixa de estratos muito fossilíferos, com

trilobites, braquiópodes, bivalves, tentaculites, crinoides, corais rugosos e tabulados, e briozoários. Nesta jazida foram encontrados fósseis de corais tabulados e rugosos que são novas ocorrências para Portugal e que revelam também a potencialidade destes locais para o desenvolvimento do conhecimento deste período geológico em Portugal.

Riscos potenciais: a localização destes afloramentos no Parque Natural da Serra de São Mamede impede que estes locais sejam destruídos, no entanto também eles estão a mercê de colheitas por parte de amadores que podem privar espécimes do acesso académico.



Figura 8.5 – Aspeto das litologias de São Julião, durante os trabalhos de campo. [Fotografia do autor]

8.4. Website Devónico ZCI

Com vista à difusão do conhecimento sobre o Devónico português e de forma a possibilitar a sua utilização para fins pedagógicos, procedeu-se a elaboração de um website com informação relevante obtida neste estudo, acessível em http://sites.fct.unl.pt/devonico_ZCI. Como testemunho do interesse que as faunas do Devónico podem despertar na sociedade, destaca-se a publicação de um artigo na revista National Geographic acerca do estudo desenvolvido e em particular sobre a ocorrência do crinoide *Tiaracrinus*, que se apresenta em seguida.

Paleontólogos Portugueses Descobrem Fóssil Bizarro de Crinoide (Equinoderme) na Península Ibérica

Investigadores portugueses descobriram um fóssil raro de um crinoide extinto, do grupo dos equinodermes, com cerca de 394 a 388 milhões de anos, descrito pela primeira vez na Península Ibérica.

O período Devónico em Portugal é ainda pouco conhecido e certos locais não são estudados há 100 anos. Por este motivo, cada trabalho feito reveste-se de uma importância imensa para o entendimento deste período em território nacional. Isto é especialmente relevante na região norte onde os trabalhos recentes sobre esta temática são raros. São Pedro da Cova é uma dessas regiões. Nessa área o Devónico ocorre numa estreita faixa pertencente ao Anticlinal de Valongo, uma dobra de proporções gigantescas famosa pelas suas trilobites do período Ordovícico e que tem representado quase toda a era Paleozóica, à exceção do período Pérmico.

Num artigo publicado na *Geological Journal*, foram descritos recentemente os três primeiros exemplares de *Tiaracrinus quadrifrons* na Península Ibérica, sendo que um deles provém de Polentinos, Palencia (Norte de Espanha) tendo sido doado para o estudo por um paleontólogo amador espanhol, Felix Collantes. Esta descoberta levada a cabo pelo doutorando Rúben Domingos e pelo paleontólogo Pedro Correia do Instituto da Ciências da Terra da Universidade do Porto, estende a distribuição espacial e temporal deste género e espécie.



Molde em látex do fóssil português do crinoide *Tiaracrinus quadrifrons* (espécime FCT-DCT-4638), exibindo vários detalhes que permitem identificar a espécie.

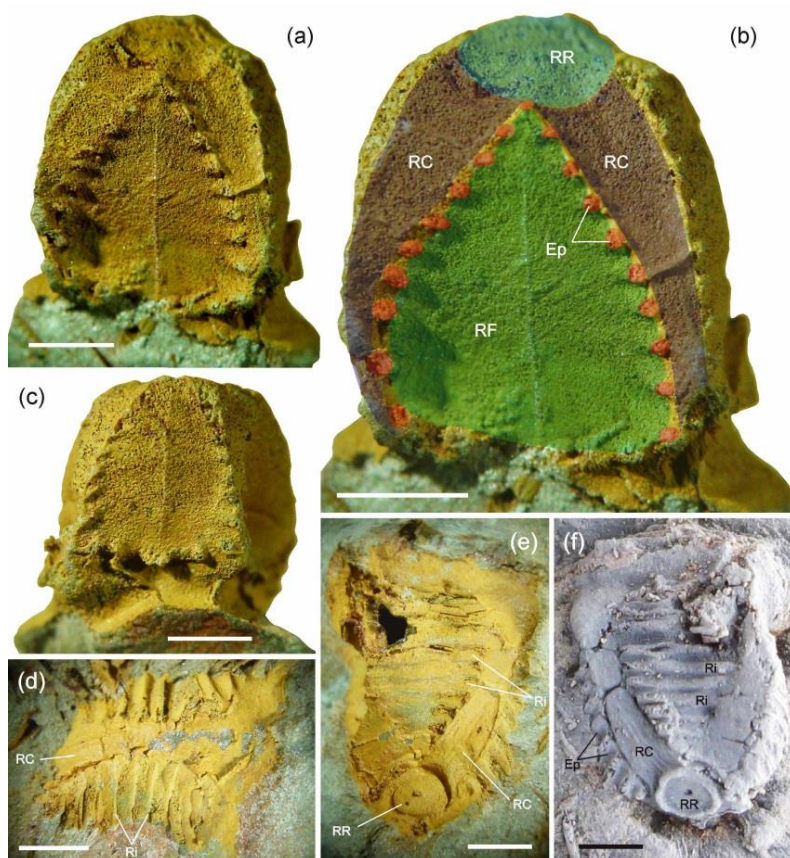
FOTOGRAFIA DE PEDRO CORREIA

O que é um *Tiaracrinus*?

O *Tiaracrinus* é um género de crinoide, do grupo dos equinodermes que incluem as estrelas-do-mar ou os ouriços-do-mar, com características invulgares conhecidas em vários países da Europa e norte de Africa. Apresenta uma simetria tetramétrica e quatro campos com epispires (poros) o que fez com que alguns especialistas no passado os classificassem como blastóides ou cistóides (grupos de equinodermes primitivos já totalmente extintos), no entanto, hoje em dia sabemos que se trata de um crinoide.

O pedúnculo que o fixa ao substrato (como acontece em muitos crinoides) não é conhecido, assim como os seus braços. Até hoje só foram encontrados cálices que correspondem ao local onde a boca, o ânus e as entranhas do animal se encontram. As várias espécies do género viveram entre o Lochkoviano (início do Devónico Inferior) até ao Eifeliano (início do Devónico Médio).

A espécie *Tiaracrinus quadrifrons* é restrita ao Eifeliano, no entanto, o espécime descoberto em Espanha é datado do Emsiano, o que sugere que esta espécie é mais antiga do que se pensava inicialmente. Esta ocorrência tem implicações para a idade do afloramento Português pois permite atribuir uma idade compreendida entre o Emsiano e o Eifeliano. Alguns fósseis de trilobites e braquiópodes parecem suportar este intervalo temporal. Juntamente com estes fósseis foi descoberta uma rica paleofauna composta por corais, briozoários, braquiópodes, bivalves, tentaculites, crinoides e trilobites, que abre uma janela para um ecossistema primordial perdido no tempo.



Exemplar fóssil do crinoide *Tiaracrinus quadrifrons* (espécime FCT-DCT-4638) descoberto na região de São Pedro da Cova. (a) Visão geral do molde interno do exemplar natural. (b) A mesma amostra com a anatomia assinalada. (c) Lado oposto da mesma amostra. (d) e (e)

Moldes externos do espécime ilustrado em (a, b e c), mostrando as costilhas e anel radial. (f) Molde látex do molde externo ilustrado em (e). Barras de escala = 2 mm de comprimento. Ep - epispires; RC - canais radiais; RF - campo de costilhas; Ri - costilhas; RR - anel radial.

FOTOGRAFIA DE PEDRO CORREIA

São Pedro da Cova: um lugar especial

São Pedro da Cova é um lugar singular para a paleontologia e a geologia. Aqui surgem afloramentos que incluem o Silúrico, o Devónico e o Carbonífero (Bacia Carbonífera do Douro), onde cada um deles apresenta um conteúdo paleontológico de elevado valor científico e patrimonial, que em alguns casos está condicionado pelo avanço da indústria imobiliária.

O Devónico ocorre no flanco inverso do Anticlinal de Valongo representado por uma estreita faixa que em tempos foi contínua e que em vários segmentos se encontra deformada, o que torna impossível a existência de fósseis.

O afloramento do Devónico onde a descoberta foi feita está localizado numa plantação de eucaliptos e corresponde a uma camada de siltitos finos, encaixada entre xistos brancos do Silúrico e litologias do Carbonífero, formando uma descontinuidade relacionada com a formação do Anticlinal de Valongo que verticalizou as camadas de rochas onde se inclui o Devónico e deformou as rochas da Bacia Carbonífera do Douro.

Os dados paleontológicos e sedimentológicos recolhidos neste afloramento mostram que há cerca de 394-388 milhões de anos, São Pedro da Cova foi um mar de águas pouco profundas, calmas e límpidas com sedimentação fina e pequenos recifes de coral espalhados por um fundo móvel de sedimentos finos. Devido à abundância de vida este paleoambiente seria rico em oxigénio e, pela presença de corais e crinóides, seria um ambiente mixohialino (com níveis de salinidade normais), pois este tipo de animais geralmente não tolera variações no teor salino da água.

A baixa corrente, implicada pela fina sedimentação e marcas de ondulação (denominadas de *ripple marks*) ligeiramente assimétricas juntamente com a baixa profundidade sugere um ambiente bem iluminado que permite a existência de corais na área. Outro indicador de uma baixa corrente é a concentração de numerosas pequenas conchas de tentaculites que se encontram alinhadas com a direcção da corrente de deriva litoral e ainda pela presença de crinóides como o *Tiaracrinus*. Estes animais alimentavam-se de partículas à tona de água que captavam com os seus braços e as levavam à boca. É necessária uma corrente para que estes organismos se consigam alimentar devidamente. O mesmo se aplica aos corais e aos braquiópodes.

“Trata-se de um trabalho inédito para este período em Portugal e permite-nos ter um vislumbre de um antigo ecossistema, totalmente diferente do que se observa no mesmo local atualmente, e abre portas a novos trabalhos relacionados com esta fascinante temática”, afirma Rúben Domingos, doutorando na Faculdade de Ciências e Tecnologias da Universidade Nova de Lisboa.

“O período Devónico é uma etapa importante na história da vida na Terra e espera-se que no futuro mais trabalhos sejam realizados neste local com fim de se compreender o significado deste no território de São Pedro da Cova e noutras regiões de Portugal, igualmente

importantes, onde os estudos são escassos ou mesmo inexistentes e onde ainda há muito para descobrir”, explica Rúben Domingos.

Este estudo teve o contributo dos investigadores Ary Pinto de Jesus da Universidade do Porto, Paulo Legoinha da Universidade Nova de Lisboa, e Pedro Callapez da Universidade de Coimbra.

Os materiais portugueses e espanhóis de *Tiaracrinus* encontram-se arquivados nas coleções de paleontologia da Faculdade de Ciências e Tecnologias da Universidade Nova de Lisboa.

A publicação esta acessível através do seguinte link:

<https://www.natgeo.pt/ciencia/2020/07/paleontologos-portugueses-descobrem-fossil-bizarro-de-crinoide-na-peninsula-iberica>

9. Conclusões

Desde que o termo “Devónico” foi cunhado, no século XIX, este Sistema tem atraído a atenção de vários investigadores com interesse em estudar esta importante etapa na história da vida na Terra. As diversas manchas devónicas presentes na Zona Centro-Ibérica albergam um importante registo deste Período no nosso país. O trabalho desenvolvido nesta dissertação ajudou a desvendar uma parte desse registo em Rates, São Pedro da Cova, Dornes e Portalegre, nomeadamente a descrição de uma nova espécie, e a sinalização de algumas novas ocorrências a nível nacional e Ibérico. Muitos destes locais, sobretudo a norte de Portugal, encontram-se mal estudados e em certos afloramentos não há avanços de conhecimento há mais de 100 anos.

Para este trabalho foram visitados os Museus de Historia Natural e da Ciência da Universidade do Porto, Museu Geológico do LNEG, em Lisboa, Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico de Lisboa e ainda o Museo Geominero de Madrid. Em algumas destas instituições reconheceram-se alguns fósseis encontrados, durante a fase de campo, sobretudo braquiópodes. Os taxa correspondem aos géneros *Howellella* (Museu Geológico do LNEG e no Museo Geominero de Madrid), *Schizophoria*, *Hysterolites* (Museu Geológico do LNEG e no museu de Madrid) *Mesodouvillina*, (Museu Geológico do LNEG) e *Mesoleptostrophia* (Museo Geominero). Acrescenta-se ainda presença de exemplares de *Pleurodictyum problematicum* no museu espanhol. No Museu Geológico da Universidade do Porto e ainda no de Madrid foram observados também diversos corais rugosos solitários, sendo grande parte dos espécimes portugueses indeterminados, assim como a grande maioria dos recolhidos em campo. O briozoário *Fenestella* foi observado nas coleções da Universidade do Porto o que ajudou na tentativa de classificação dos briozoários encontrados. Nos restantes museus também foram observados espécimes desses briozoários. O bivalve *Pterinea* descoberto nos trabalhos de campo em Rates foi identificado através da comparação com um espécime presente no museu da Universidade do Porto, mas foi também observado no Museu Geológico de Lisboa e Geominero de Madrid. Taxa adicionais, de braquiópodes, corais e trilobites presentes em museus portugueses foram também reconhecidas em Madrid mas não encontradas nos trabalhos de campo. Relativamente às coleções que se encontram nos museus portugueses visitados, uma parte significativa encontra-se no Museu Geológico do LNEG (Lisboa) e no Museu Décio Thadeu do Instituto Superior Técnico (Universidade de Lisboa) das quais uma porção importante é proveniente de Laúndos-Rates, Dornes, Portalegre e Barrancos e reúne sobretudo invertebrados, embora no Museu Geológico se encontrem também fósseis de vertebrados (peixes) de Laúndos. Já o Museo Geominero de Madrid possui uma coleção de enormes dimensões incluindo espécimes de diversos grupos, alguns deles ausentes em Portugal

(Blastoidea, Cystoidea e Porífera), provenientes de toda a Espanha. Além disso, a maior parte de géneros e espécies de trilobites, braquiópodes e corais não são conhecidos em Portugal.

Os paleoambientes reconstruídos nesta dissertação levaram em conta os dados relativos à fácies presentes, suas estruturas sedimentares e associações-fósseis permitindo inferir que corresponderiam a ambientes marinhos de águas pouco profundas e ricos em vida.

Em Rates foram estudados dois afloramentos (jazida 1 e 2) que revelaram aspetos distintos entre si, nomeadamente paleofaunísticos e paleoambientais. Destas duas, a jazida 1 possui uma fauna menos diversificada que a jazida 2, mas não menos interessante composta por trilobites (não foram encontradas neste estudo), braquiópodes, possíveis bivalves, Phyllocarida e Eurypterida. Em termos paleoambientais conclui-se que esta jazida corresponderia a um ambiente marinho com sedimentação fina e correntes de baixa velocidade, e bem iluminado. O ambiente seria colonizado sobretudo por seres bentónicos vágeis e sésseis, com regimes alimentares suspensívoros, mas estariam presentes também animais nectónicos predadores, talvez em diferentes níveis tróficos. Já a jazida 2 regista uma variada paleofauna constituída por trilobites, braquiópodes, tentaculites, briozoários, corais rugosos e tabulados, crinoides e possíveis asteroides (segundo Carrington da Costa, 1930) que viveram num ambiente de águas pouco profundas, com um fundo constituído por sedimentos finos, corrente de baixa velocidade e níveis de salinidade normais. O ambiente corresponderia a um *Patch-Reef* conforme sugere a presença frequente de corais. Por entre os corais surgiam seres bentónicos vágeis e sésseis suspensívoros e detritívoros que formavam as comunidades bióticas deste paleoambiente. De notar a descoberta da ocorrência do crinoide *Botryocrinus*, anteriormente já conhecido em Dornes e Portalegre. Esta jazida será datada possivelmente do Pragiano se a classificação de *Orthochonetes verneuili* estiver correta. De referir ainda o reconhecimento de vários espécimes de *Pleurodictyum* que parecem corresponder a uma nova espécie, carecendo de estudo adicional.

A jazida de São Pedro da Cova revelou também uma fauna diversa composta por trilobites, braquiópodes, tentaculites, briozoários, corais rugosos e tabulados, crinoides e possíveis Phyllocarida. Estes organismos viveriam num ambiente de águas pouco profundas, sedimentação fina com *ripples* ligeiramente assimétricos, bem iluminado, com níveis de salinidade normais e com correntes de baixa velocidade, e corresponderiam sobretudo a organismos suspensívoros e detritívoros com estilos de vida vágeis e sésseis embora pudessem existir também possíveis predadores. Este paleoambiente seria constituído por um *Patch-Reef*, à semelhança da jazida 2 de Rates. Neste contexto, a presença de numerosas tentaculites orientadas segundo uma direção preferencial resulta da ação da corrente. Esta jazida revela-se de particular interesse visto que aqui foram encontrados dois espécimes do crinoide *Tiaracrinus*

que estão entre os primeiros encontrados na Ibéria. A presença deste crinoide, juntamente com a trilobite *Eocryphops* (?) sp. e o braquiópode *Plectodonta minor* (?) [ou *Nadiastrophia* (?) sp.] sugerem o intervalo Emsiano superior a Eifeliano para idade desta jazida.

No centro de Portugal, as duas jazidas de Dornes apresentam uma fauna menos diversificada que as anteriores mas mesmo assim importante, composta por braquiópodes, briozoários, crinoides e corais tabulados que viveram num ambiente carbonatado de sedimentação fina, boa iluminação, níveis de salinidade normais e com correntes de baixa velocidade.

A região de Portalegre revelou uma paleofauna tão diversificada como as de outras jazidas aqui abordadas sendo constituída por trilobites, braquiópodes, crinoides, corais rugosos e tabulados, tentaculites e briozoários que viveram num paleoambiente de águas pouco profundas, bem iluminado, com sedimentação fina, fracas correntes e níveis de salinidade normais. Destaque para a descoberta do coral tabulado *Kerforneidictyum kerfornei*, a primeira ocorrência deste género e espécie, e ainda a primeira ocorrência do coral rugoso *Crassicyclus* sp. que constitui o primeiro registo da família Hadrophyllidae em Portugal, embora bem conhecida em Espanha. O coral *Kerforneidictyum* indica que a idade dos níveis amostrados não será anterior ao Emsiano pois é a partir deste andar que surge este táxon (comunicação pessoal de Yves Plusquellec).

O conhecimento do Devónico de Portugal carece de maior aprofundamento sendo necessário integrar os afloramentos mais relevantes no geopatrimónio português e promover a sua divulgação. Este estudo evidencia aspetos notáveis da fauna de várias jazidas e dá um contributo para o seu conhecimento paleoecológico e paleogeográfico. Torna-se importante proteger estes lugares únicos de potenciais ameaças à sua integridade e conteúdo paleontológico para gerações futuras e para que o seu estudo possa continuar. Neste sentido, elaborou-se ainda um website com informação sintética relevante sobre o enquadramento geológico e paleontologia dos principais afloramentos devónicos da ZCI em Portugal.

Referências bibliográficas

- Ábalos, B. (1992). *Cinemática y mecanismos en regimen de transpresion. Evolución estructural y metamórfica de la zona de cizalla dúctil de Badajoz Córdoba. Série Nova Terra*, 6. Sada, Coruña: Laboratorio Xeológico de Laxe.
- Aboussalam, Z.S. (2003). Das “Taghanic-Event” im höheren Mittel-Devon von West-Europa und Marokko. *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, 97, 1-332.
- Aboussalam, Z.S., & Becker, R.T. (2011). The global Taghanic Biocrisis (Givetian) in the eastern Anti-Atlas, Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304, 136-164.
- Aires-Barros, L. (1997). *In Memoriam, Décio Thadeu (1919-1995). Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 83, 173-1805
- Alekseeva, R.E., Afanasjeva, G.A., Grechishnikova, I.A., Oleneva, N.V., & Pakhnevich, A.V. (2016). Devonian and Carboniferous Brachiopods and Biostratigraphy of Transcaucasia. *Paleontological Journal*, 52(9), 969-1085. <https://doi.org/10.1134/S0031030118080014>
- Algeo, T.J., & Scheckler, S.E. (1998). Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: Links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Royal Society of London Philosophical Transactions, Ser. B*, 353, 113-130. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0195>
- Amorim, P. C. F. (2020). *Cartografia Geológica, Estratigrafia e Paleontologia da Região de Rates e São Félix de Laúndos*. Dissertação de Mestrado. Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, Universidade do Porto.
- Andrade, M.M. (1945). Fenestelídeos e Acantoclacídeos do Devónico de Laúndos. *Anais da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto*, 30, 110-115.
- Araújo, A. (2013). O Varisco do sector sul de Portugal. In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha & J. Kullberg (Eds.) *Geologia de Portugal. Volume. 1 - Geologia pré-Mesozoica* (pp. 483-492). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Araújo, A., Piçarra de Almeida, J.; Borrego, J.; Pedro, J., & Tomás de Oliveira, J. (2006). As Regiões Central e Sul da Zona de Ossa-Morena. In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha, & J. C. Kullberg (Coords.). *Geologia de Portugal no Contexto da Ibéria* (pp. 151-172). Évora: Universidade de Évora.
- Arenas, R., Farias, P., Gallastegui, G., Gil Ibarguchi, J., González Lodeiro, F., Klein, E. ... Rodríguez Fernández, L. (1988). Características geológicas y significado de los dominios que componen la Zona de Galicia-Trás-os-Montes. In *Simposio sobre Cinturones Orogénicos, II Congresso de Geologia de España, Granada*, pp. 75-84.
- Arenas, R., Gil Ibarguchi, J., González Lodeiro, F., Klein, E., Martínez Catalán, J., Ortega Gironés, E. ... Peinado, M. (1986). Tectonostratigraphic units in the complexes with mafic and related rocks of the NW of the Iberian Massif (pp. 87-110). *Hercynica II*.
- Arenas, R., Martínez Catalán, J.R., Sánchez Martínez, S., Díaz García, F., Abati, J., Fernández-Suárez J. ... Gómez-Barreiro, J. (2007). Paleozoic ophiolites in the Variscan suture of Galicia (northwest Spain): distribution, characteristics and meaning. In R.D. Hatcher, M.P. Carlson, J.H. McBride, & J.R. Martinez Catalán (Eds.). *4-D Framework of Continental Crust*. (Vol. 200). Boulton: Geological Society of America.
- Ballèvre, M., Ducassou, C., Lardeux, H., & Régnault, S. (2010). A revised age (Emsian- Eifelian) for the Sainte-Anne Formation (Armorican Massif, France): implications for the onset of mountain building in the Variscan belt. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 255(3), 237-254. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0046>
- Bardashev, I.A., Weddige, K., & Ziegler, W. (2002). The phylomorphogenesis of some Early Devonian Platform Conodonts. *Senckenbergiana Lethaea*, 82(2), 375-451. <https://doi.org/10.1007/BF03042946>
- Becker, R.T. (1993). Stratigraphische Gliederung und Ammonoideen-Fauna im Nehdenium (Oberdevon II) von Europe und Nord-Afrika. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 155, 1-405.

- Becker, R.T. (2007). Results of the voting on Givetian and Frasnian substages. *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter*, 22, 2.
- Becker, R.T. (2009). Minutes of the SDS Business Meeting, Kitab State Geological Reserve, Uzbekistan. *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter* 24, 12-15.
- Becker, R.T., & Aboussalam, Z.S. (2011). Emsian chronostratigraphy - preliminary new data and a review of the Tafilalt (SE Morocco). *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter*, 26, 33-43.
- Becker, R.T., & House, M.R. (1999). Proposals for an international substage subdivision of the Frasnian. *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter*, 15, 17-2.
- Becker, R.T., House, M.R., & Kirchgasser, W.T. (1993). Devonian goniatite biostratigraphy and timing of facies movements in the Frasnian of the Canning Basin, Western Australia. *Geological Society Special Publication*, 70, 293-321. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1993.070.01.20>
- Behrensmeyer, A. K., Damuth J., D., DiMichele W., A. & Potts, R. (1992). *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. Chicago Illinois: University of Chicago Press.
- Benton, M.J. (2005). *Vertebrate Paleontology* (3rd edition). New York: Wiley.
- Bernardo de Sousa, M. (1981). Complexo Xisto-Grauváquico do Douro: A Formação de Bateiras- Facies, ocorrência e significado litoestratigráfico. *Cuadernos Geologia Ibérica*, 7, 645-651.
- Bernardo de Sousa, M. (1982). *Litoestratigrafia e estrutura do Complexo Xisto- Grauváquico – Grupo do Douro (NE Portugal)*. Tese de Doutoramento, não publicada, Universidade de Coimbra, Coimbra.
- Bernardo de Sousa, M. (1983). Considerações paleogeográficas e ensaio de correlação das formações do Grupo do Douro (CXG) com as formações ante-ordovícicas da Zona Centro-Ibérica. *Memórias e Notícias, Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico, Universidade de Coimbra*, 95, 65-98.
- Blakey, R.C. (2007). Carboniferous- Permian paleogeography of the assembly of Pangaea. In E. Wongt. (Ed.) *Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy* (pp. 443-456). Utrecht: Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences.
- Blieck, A. (2017). Heterostracan vertebrates and the Great Eodevonian Biodiversification Event- an essay. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 97(3), 375-390. <https://doi.org/10.1007/s12549-016-0260-1>
- Boardman, R.S., Cheetham, A.H., & Rowell, A.J. (1987). *Fossil Invertebrates*. Palo Alto, California: Blackwell Scientific Publications.
- Boogaard, M.V.D. (1963). Conodonts of Upper Devonian and Lower Carboniferous age from southern Portugal. *Geologie Mijnbouw*, 42(8), 248-259.
- Boogaard, M.V.D. (1967). *Geology of the Pomarão region (southern Portugal)*. PhD Thesis, Graffisch Centrum Deltro, Rotterdam.
- Boogaard, M.V.D. (1972). Conodont faunas from Portugal and southwestern Spain. Part 1. A Middle Devonian fauna from near Montemor-o-Novo. *Scripta Geologica*, 13, 1-11.
- Boogaard, M.V.D. (1983). Conodont faunas from Portugal and southwestern Spain. Part 7. A Frasnian conodont fauna near the Estação de Cabrela (Portugal). *Scripta Geologica*, 69, 1-17.
- Boogaard M.V.D., & Schermerhorn, L.J.G. (1981). Conodonts faunas from Portugal and southwestern Spain. Part 6. A lower Famennian conodont fauna at Monte Forno da Cal (South Portugal). *Scripta Geologica*, 63, 1-16.
- Bond, D.P.G. (2006). The fate of the homoctenids (Tentaculitoidea) during the Frasnian Famennian mass extinction (Late Devonian). *Geobiology*, 4, 167-177. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2006.00078.x>
- Bond, D.P.G. & Grasby, S.E. (2017). On the causes of mass extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 478, 3-29. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.11.005>

- Brenchley, P.J., Brenchley, P., & Harper, D. (1998). *Palaeoecology: Ecosystems, Environments and Evolution*. Florida: CRC Press.
- Brezinski, D., Cecil, C.B., Skema V.W., & Kertis, C.A. (2009). Evidence for long-term climate change in Upper Devonian strata of the central Appalachians. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 284(3-4), 315-325. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.10.010>
- Brilha, J., & Galopim de Carvalho, A. (2010). Geoconservação em Portugal: uma introdução. In J.M.C. Neiva, A. Ribeiro, M. Victor, F. Noronha, F., & M. Ramalho (Eds.) *Ciências Geológicas: Ensino, Investigação e sua História Volume II Geologia Aplicada. Publicação Comemorativa do "ANO INTERNACIONAL DO PLANETA TERRA"* (pp. 435-441). Lisboa: Associação Portuguesa de Geólogos, Sociedade Geológica de Portugal.
- Brusca, R. (1980). *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California* (2nd edition). Tucson: University of Arizona Press.
- Brusca, R., & Brusca, G. (2004). Invertebrates. *Systematic Biology*, 53(4), 664-666.
- Buggisch, W., & Mann, W. (2004). Carbon isotope stratigraphy of Lochkovian to Eifelian limestones from the Devonian of central and Southern Europe. *International Journal of Earth Sciences*, 93, 521-541. <https://doi.org/10.1007/s00531-004-0407-6>
- Bultynck, P., & Hollevoet, C. (1999). The Eifelian-Givetian boundary and Struvés Middle Devonian Great Cap in the Couvin area (Ardennes, southern Belgium). *Senckenbergiana Lethaea*, 79(1), 3-11.
- Burrow, C.J. (2017). Reassessment of a mid-Palaeozoic vertebrate assemblage from Laúndos, Portugal. *Journal of Iberian Geology*, 43(1), 97-110. <https://doi.org/10.1007/s41513-017-0006-6>
- Callier, V., Clack, J.A., & Ahlberg, P.E. (2009). Contrasting developmental trajectories in the earliest known tetrapod forelimbs. *Science*, 324(5925), 364-367. <http://10.1126/science.1167542>
- Caprichoso, C. (2019). *Trilobites Calymenina do Devónico de Portugal - uma revisão*. Dissertação de Mestrado não publicada. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade Nova de Lisboa e Colégio Luís António Verney, Universidade de Évora, Évora.
- Caprichoso, C., Sá, A., Legoinha, P., & Pereira, S. (2016). Trilobites of the Devonian of Portugal – the state of the art. In M.D. Marin-Monfort, & E.M. Ubeda (Coords.). *1st International Meeting of Early-stage Researchers in Palaeontology/XIV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, Conference proceedings* (p. 19). Alpuente, Valencia, Spain.
- Carls, P., Slavík, L., & Valenzuela-Ríos, J.I. (2007). Revisions of conodont biostratigraphy across the Silurian-Devonian boundary. *Bulletin of Geosciences*, 82(2), 145-164.
- Carls, P., Slavík, L., & Valenzuela-Ríos, J.I. (2008). Comments on the GSSP for the basal Emsian stage boundary: The need for its redefinition. *Bulletin of Geosciences*, 83(4), 383-390.
- Carneiro, A. (2014). Sharing common ground: Nery Delgado (1835-1908) in Spain in 1878. In P.N. Wyse Jackson (Ed.) *Four Centuries of Geological Travel: The Search for Knowledge on Foot, Bicycle, Sledge and Camel*. Geological Society, *Special Publications*, 287, 119-134.
- Carrington da Costa, J. (1931). *O Paleozóico Português (síntese e crítica)*. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências, Universidade do Porto, Porto.
- Carrington da Costa, J. (1950). *Notícia sobre uma carta geológica do Buçaco, de Nery Delgado*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Carrington da Costa, J., & Teixeira, C. (1957). *Notícia explicativa da folha no 9-C (Porto) da Carta Geológica de Portugal à escala 1/50 000*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Carvalho, C.N. (2008). Mais recente e mais profundo: *Treptichnus (Phycodes) pedum* (Seilacher) no Devónico Inferior de Barrancos, Zona de Ossa Morena (Portugal). *Comunicações Geológicas*, 95, 167-171.
- Carvalho, I. S. (2004). *Paleontologia* (vol. 1). Rio de Janeiro: Interciência.
- Chaminé, H., I., Gama Pereira, L., C., Fonseca, P., E., Noronha, F. & Lemos de Sousa, M., J. (2003). Tectonoestratigrafia da faixa decissalhamento de Porto – Albergaria-aVelha–

- Coimbra–Tomar, entre as Zonas Centro-Ibérica e de Ossa-Morena (Maciço Ibérico, W de Portugal). *Cadernos Laboratorio Xeológico de Laxe* volume 28, pp 37-78.
- Chichorro, M., Pereira, M.F., Díaz-Azpiroz, M., Williams, I.S., Fernández, C., Pin, C. & Silva, J.B. (2008). Cambrian ensialic rift-related magmatism in the Ossa-Morena Zone (Évora-Aracena metamorphic belt, SW Iberian Massif): Sm-Nd isotopes and SHRIMP zircon U-Th-Pb geochronology. *TECTONOPHYSICS*; V. 461, p. 91-113.
- Chlupáč, I. (1994). Devonian trilobites - Evolution and events. (Trilobites devoniens - Evolution et evenements stratigraphiques). *Geobios*, 27(4), 487-505.
- Chlupáč, I. (2000). Cyclicity and duration of Lower Devonian stages: Observations from the Barrandian area, Czech Republic. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläotologie, Abhandlungen*, 215(1), 97-124. <https://doi.org/10.1127/njgpa/215/2000/97>
- Chlupáč, I., & Hladi, J. (2000). The global stratotype section and point of the Silurian-Devonian boundary. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 225, 1-7.
- Chlupáč, I., & Kukal, Z. (1977). The boundary stratotype at Klonk. The Silurian-Devonian Boundary. *IUGS Series A*, 5, 96-109.
- Chlupáč, I., & Oliver Jr. W.A. (1989). Decision on the Lochkovian – Pragian boundary stratotype (Lower Devonian). *Episodes*, 12, 109-113.
- Clack, J.A. (2012). *Gaining Ground: The Origin and Evolution of Tetrapods* (2nd edition). Bloomfield, IN: Indiana University Press.
- Clarke, J.M. (1908). The beginnings of dependent life. *New York State Museum Bulletin*, 121, 146-196.
- Clarke, J., M. (1913). *Fósseis Devonianos do Paraná*. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. Rio de Janeiro: Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil.
- Clarkson, E.N.K. (1986). *Invertebrate Paleontology and evolution* (2nd edition). Oxford: Blackweel Scientific Publication.
- Clarkson, E.N.K. (1998). *Invertebrate Paleontology and evolution* (4th edition). Oxford: Blackweel Scientific Publication.
- Cleal, C.J., & Thomas, B.A. (2009). *An Introduction to Plant Fossils*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cocks, L. R., M., & Jia- Yu, R. (2000). Strophomenida. In A. Williams, C.H.C. Brunton, & S. J. Carlson (Eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H Brachiopoda revised. Volume 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part)*. Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America and University Of of Kansas.
- Comniskey, J., & Ghilardi, R.T. (2013). Levantamento histórico da Classe Tentaculitoidea no Devoniano brasileiro: principais características e padrões de preservação. *Terr@ Plural*, 7, 115-126. <http://hdl.handle.net/11449/135265>
- Cooper, A.H. (1980). *The stratigraphy and palaeontology of the Ordovician to Devonian rocks of the area north of Dornes (near Figueiró dos Vinhos) Central Portugal*. Unpublished Ph.D. thesis, University of Sheffield, England.
- Cooper A.H., Romano M., Dorning K.J., & Evans K.M. (2000). The Silurian to Devonian sequence in the Dornes area, Central Portugal. In *Field trip of the VIII International Meeting of IGCP 421* (pp. 19-26). Evora.
- Copper, P. (2002). Atrypida. In A. Williams, C.H.C. Brunton, & S.J. Carlson (Eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology Part H Brachiopoda Revised Volume 4: Rhynchonelliformea (part)*. Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America and University Of of Kansas.
- Copper, P. (2011). 100 Million Years of Reef Prosperity and Collapse: Ordovician to Devonian Interval. *The Paleontological Society Papers*, 17, 15-32. <https://doi.org/10.1017/S1089332600002424>
- Cornell, S. Brett, C., & Sumrall, C. (2003). Paleoecology and Taphonomy of an Edrioasteroid dominated hardground association from Tentaculitid limestones in the Early Devonian of New York: A Paleozoic Rocky Peritidal Community. *Palaios*, 18(3), 212-224.
- Cousteau, F. (2006). *Grande Enciclopédia dos Oceanos*. Lisboa: Civilização.

- Couto, H. (1993). *As mineralizações de Sb-Au da região Dúrico-Beirã* (2 vols.). Tese de Doutoramento não publicada, Faculdade de Ciências, Universidade do Porto, Porto.
- Couto, H., Knight, J., & Pinto de Jesus A. (2014). Paleozóico da área Metropolitana do Porto: Estratigrafia, paleontologia e mineralizações associadas. IX Congresso Nacional de Geologia/ segundo Congresso de Geologia dos Países de Língua Portuguesa, Porto, 18 a 24 de julho de 2014. *Memórias*, 20 (saídas de campo), 57-71.
- Couto, H. & Lourenço, A. (2011). *História Geológica do Anticlinal de Valongo, Evolução da Vida e da Terra*. Porto: Edições do centenário da Universidade do Porto.
- Cramer, B.D., Saltzman, M.R., Da, J., & Witzke, B.J. (2008). Record of the Late Devonian Hangenberg global positive carbon isotope excursion in epeiric sea setting: Carbonate production, organic carbon burial, and paleoceanography during the Late Famennian. In B. Pratt, & C. Holmeden, (Eds.) *Epeiric Seas* (pp. 103-118). Geological Association of Canada, Papers, 48. St. John's: Geological Association of Canada.
- Cunha T., & Oliveira, J.T. (1989). Upper Devonian Palynomorphs from the Represa and Phyllite-Quartzite Formation, Mina de São Domingos region, Southwest Portugal. Tectonostratigraphic implications. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, 98(3/4), 295-309.
- Dance, S.P. (1992). *Conchas*. Coleção Segredos da Natureza. Lisboa: Bertrand.
- Dallmeyer, R.D., Martínez Catalán, J.R., Arenas, R., Gil Ibarra, J.I., Gutiérrez-Alonso, G., Farias. ... Aller, J. (1997). Diachronous Variscan tectonothermal activity in the NW Iberian Massif: evidence from $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of regional fabrics. *Tectonophysics*, 277, 307-337.
- Davie, P.J.F. (2001). *Subclass: Phyllocarida, Introduction. Crustacea: Malacostraca: Phyllocarida, Hoplocarida, Eucarida (Part 1)*. In *Zoological catalogue of Australia* (pp. 19.3A). Clayton: CSIRO Publishing.
- Delgado, J.F.N. (1870). Breves apontamentos sobre os terrenos paleozoicos do nosso paiz. *Revista de Obras Publicas e Minas*, 1, 15-27.
- Delgado, J.F.N. (1875). Terrenos Paleozoicos de Portugal. Sobre a existência do Terreno Siluriano no Baixo Alemtejo (Memoria Apresentada à Academia Real das Sciencias de Lisboa). Lisboa, Portugal: Typographia da Academia Real das Sciencias.
- Delgado, J.F.N. (1886). Estudo sobre os Bilobites e outros Fosseis das Quartzites da Base do Systema Silurico de Portugal, Lisboa, Typographia da Academia Real das Sciencias.
- Delgado, J.F.N. (1887). Estudo sobre os Bilobites e outros fosseis das quartzites da base do Systema Silurico de Portugal, Supplemento, Lisboa, Typographia da Academia Real das Sciencias.
- Delgado, J.F.N. (1892). Fauna Silurica de Portugal. Descrição de uma nova forma de Trilobite, *Lichas (Uralichas) riberoi*. *Memórias da Comissão dos Trabalhos Geologicos de Portugal* s.n., 1-31.
- Delgado, J.F.N. (1905). Contribuições para o estudo dos terrenos paleozóicos. *Comunicações da Comissão Geológica de Portugal*, 6, 56-122.
- Delgado, J.F.N. (1908). Système Silurique du Portugal. Étude de stratigraphie paléontologique. *Memórias da Comissão Geológica de Portugal*, s.n., 1-245.
- Delgado, J.F.N. (1910). Terrains Paléozoïques du Portugal. Étude sur les fossiles des schistes à Nereites de San Domingos et des schistes à Nereites et à graptolites de Barrancos. *Memórias da Comissão Geológica de Portugal*, s.n., 1-68.
- Dias, R., & Basile, C. (2013). Estrutura dos sectores externos da Zona Sul Portuguesa; implicações geodinâmicas. In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha, & J.C. Kullberg (Eds.). *Geologia de Portugal, volume 1: Geologia pré-mesozoica*. (pp. 787-807). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Dias, R., Ribeiro, A., Coke, C., Pereira, E., Rodrigues, J., Castro, P. ... Rebelo, J. (2013). Evolução estrutural dos sectores setentrionais do Autóctone da Zona Centro Ibérica In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha, & J.C. Kullberg (Eds.). *Geologia de Portugal, volume. 1: Geologia pré-mesozoica* (pp 74-147). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Dodd J.R., & Stanton, R.J. (1990). *Paleoecology. Concepts and applications*. Wiley-Interscience Publication (2nd. Edition). New York: Wiley & Sons.

- Doherty, P.J. (2001). The Lophophorates. In D.T. Anderson (Ed.). *Invertebrate Zoology* (2nd edition) (pp. 356–363). Oxford: Oxford University Press.
- Domingos, R. (2014). *Contribuição para o conhecimento da fauna do Anticlinal de Valongo (Norte de Portugal)*. Dissertação de Mestrado. Monte de Caparica e Évora, Portugal: Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade Nova de Lisboa e Colégio Luís António Verney, Universidade de Évora.
- Domingos, R., Callapez, P. M., Legoinha, P., Correia, P., & Balbino, A. (2016). Contributo para o conhecimento paleontológico do Devónico do Anticlinal de Valongo (Portugal). In Legoinha, P., Rocha, R. Callapez, P. M. (Eds.). *NovaPaleo Symposium Abstracts Book*. pp.1-6.
- Domingos, R., Correia, P., Balbino, A., Legoinha, P., & Callapez, P.M. (2017). Fauna fóssil do Devónico marinho do Anticlinal de Valongo (NW de Portugal): contexto paleoecológico e paleoambiental. In A. Baratas Díaz, Barroso F. Barcenilla, & P.M. Callapez (Eds.). *Os Mapas da Natureza. Livro de resumos da XXII Bienal da Real Sociedad Española de Historia Natural* (pp. 222-224). Coimbra: Real Sociedad Española de Historia Natural.
- Domingos, R., Correia, P., Pinto de Jesus, A., Legoinha, P., & Callapez, P.M. (2020a). First occurrence of *Tiaracrinus* (Crinoidea, Zophocrinidae) in the Devonian of Iberia: Biostratigraphical, palaeoecological, and palaeogeographical implications. *Geological Journal*, 55(9), 6029-6037. <https://doi.org/10.1002/gj.3760>
- Domingos, R., Correia, P., Callapez, P.M., & Legoinha, P. (2020b). Contribuição para o conhecimento taxonómico e paleoecológico da biota marinha do Devónico do Anticlinal de Valongo (Norte de Portugal). In I. Abrantes, P.M. Callapez, Correia, G.P. Gomes, E. Lopes, B. Lopes, F.C. Pires, E., & A. Rola, (Eds.). *Uma visão holística da Terra e do Espaço nas suas vertentes humanas e naturais – uma homenagem à professora Celeste Romualdo Gomes*. Coimbra: Centro de Investigação da Terra e do Espaço da Universidade de Coimbra, pp. 215-234.
- Drot, J. (1955). Quelques brachiopodes nouveaux ou rares du Devonien marocain. *Bulletin de la Société Géologique de France*, sér. 6, 5(7-9), 563-569. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.56-V.7-9.563>
- DeSantis, M.K., & Brett, C.E. (2011). Late Eifelian (Middle Devonian) biocrises: timing and signature of the pre-Kačák Bakoven and Stony Hollow events in eastern North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(1-2), 113-135.
- Ebert, J. (1993). Globale Events im Grenz-Bereich Mittel-/Ober-Devon Global events near the Middle/Upper Devonian boundary.]. *Göttinger Arb. Geologie und Paläontologie*, 59,106 S.
- El-Sorogy, A.S., Al-Sabrooty, M.N., & Mohamed, M.Y.A. (2015). *Invertebrate Paleontology*. Riyadh: King Saud University Press.
- Enay, R. (1990). *Palaeontology of Invertebrates*. Berlin: Springer-Verlag.
- Engel, M.S., & Grimaldi, D. A. (2004). New light shed on the oldest insect. *Nature*, 427, 627-630. <https://doi.org/10.1038/nature02291>
- Fantinet, D., Dreesen, R., Dusar, M., & Termier, G. (1976). Faunes de certains horizons dans la formation quartzophylladique aux environs de Mértola (Portugal méridional). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 60, 121-138.
- Farias, P., Gallastegui, G. González-Lodeiro, F., Marquín, J., Martín- Parra, L.M., Martínez-Catalán, J. ... Rodríguez-Fernández, L. (1987). Aportaciones al conocimiento de la litoestratigrafia y estructura de Galicia Central. *Memórias da Faculdade de Ciencias da Universidade do Porto*, 1, 411-431.
- Feist, R., Flajs, G., & Girad, C. (2000). The stratotype section of the Devonian Carboniferous boundary. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 225, 77-82.
- Fernandes, A.P., Perdigão, J.C., Carvalho, H.F., & Peres, H.M. (1973). *Carta Geológica de Portugal, na escala 1/50 000. Notícia explicativa da Folha 28-D Castelo de Vide*. Lisboa: Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal.
- Ferraz, S. (2004). *O Parque Paleozóico de Valongo como recurso educativo*. Tese de Mestrado não publicada. Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, Porto.

- Ferreira, A. (2000). *Dados geoquímicos de base de sedimentos fluviais de amostragem de baixa densidade de Portugal Continental: Estudo de factores de variação regional*. Vol. 1. Tese de Doutoramento. Universidade de Aveiro.
- Filipiak, P., & Racki, G. (2010). Proliferation of abnormal palynoflora during the end-Devonian biotic crisis. *Geological Quarterly* 54(1), 1-14.
- Ford, D., & Golonka, J. (2003). Phanerozoic paleogeography, paleoenvironment and lithofacies maps of the circum-Atlantic margins. In J. Golonka (Ed.). *Thematic set on paleogeographic reconstruction and hydrocarbon basins: Atlantic, Caribbean, South America, Middle East, Russian Far East, Arctic. Marine and Petroleum Geology*, 20, 249-285.
- Freire, J. (1981). Bacia Carbonífera do Norte de Portugal. Os jazigos de São Pedro da Cova e do Pejão. *Estudos Notas e Trabalhos do Serviço de Fomento Mineiro*, 24, 1-4.
- Fregatto, M.M., & Veja, C.S. (2015). Devonian Tentaculitoidea of Ponta Grossa Formation, Paraná Basin: description and some taphonomic aspects. *Revista Brasileira De Paleontologia*, 18(2), 193-200. <http://dx.doi.org/10.4072/rbp.2015.2.01>
- Galopim de Carvalho, A.M. (1971). *Briozoários do Terciário português. Cheilostomata do Neogénico da Orla Ocidental*. Fundação do Instituto de Alta Cultura. Lisboa: Centro de Estudos de Geologia da Faculdade de Ciências de Lisboa.
- Garrison, T. (2009). *Essentials of Oceanography*. California/ Connecticut: Brooks/Cole, Cengage Learning.
- George, D. & Blicek, A. (2011). Rise of the earliest tetrapods: An Early Devonian origin from marine environment. *PLoS ONE*, 6(7), e22136. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022136>
- Gluchowski, E. (1993). Crinoid assemblages in the Polish Givetian and Frasnian. *Acta Palaeontologica Polonica*, 38, 1/2, 35-92.
- Gon III, S.M. (2009). A Pictorial Guide to the Orders of Trilobites. (<http://www.aloha.net/~smgon/ordersofttrilobites.htm>.)
- Gonçalves, F., & Assunção, C.T. (1970). *Notícia explicativa da folha 37-A (Elvas) da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50 000*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Gonçalves, F., Perdigão, J.C., Coelho A.V.P., & Munhá, J.M. (1978). *Carta Geológica de Portugal, na escala 1/50 000. Notícia explicativa da Folha 33-A Assumar*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Golonka, J. (2000). *Cambrian-Neogene Plate Tectonic Maps*. Kraków: Wydawnictwa Uniwersytetu Jagiellońskiego.
- Golonka, J. (2002). Plate-tectonic maps of the Phanerozoic. In W. Kiessling, E. Flügel, & J. Golonka (Eds.). *Phanerozoic reef pattern. SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication*, 72, 21-75.
- Golonka, J., & Gaweda, A. (2012). Plate tectonic evolution of the Southern Margin of Laurussia in the Paleozoic. In E. Sharkov (Ed.). *Tectonics - recent advances* (pp. 261-282). (<https://app.dimensions.ai/details/publication/pub.1028054782>)
- Golonka, J., Krobicki, M., Oszczpko, N., Ślaczka, A., & Słomka, T. (2003). Geodynamic evolution and palaeogeography of the Polish Carpathians and adjacent areas during Neo-Cimmerian and preceding events (latest Triassic - earliest Cretaceous) In T. Mccant, & A. Saintot, (Eds.) *Tracing tectonic deformation using the sedimentary record. Geological Society Special Publications*, 208, 138-158.
- Gouvernec, R., Piçarra, M.J., Plusquellec, Y., Pereira, Z., Oliveira, J.T., & Robardet, M. (2010). Lower Devonian faunas and palynomorphs from the Dornes Syncline (Central Iberian Zone, Portugal): stratigraphical and paleogeographical implications. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, Article 2010/09 (CG2010_A09), 1-10.
- Gouvernec, R., Le Menn, J., Piçarra, J., Oliveira, J.T., & Robardet, M. (2011). Braquiópodes e crinoides do Devónico Inferior e Médio do sinclinal de Portalegre: biostratigrafia e paleogeografia. In *III Congresso Ibérico de Paleontologia*, Lisboa. *Publicaciones del Seminario de Paleontologia de Zaragoza (SEPAZ)*, 9: 19-21.
- Gouvernec, R., Plusquellec, Y., Pereira Z., Piçarra, J.M., Le Menn, J., Oliveira, J.T. ... Robardet, M. (2008). A reassessment of the Lochkovian (Lower Devonian) benthic faunas and

- palynomorphs from Dornes region (Southern Central Iberian Zone, Portugal). *Comunicações Geológicas*, 95, 5-25.
- Gradstein, F.M., James G., Ogg, J. G., Alan G., & Smith, A.G. (Eds.) (2004). *A Geologic Time Scale 2004*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gradstein, F.M., Ogg J.G., & Smith, A.G. (Eds.) (2006). *A Geological Time Scale 2006*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gradstein, F.M.; Ogg, J.G., Schmitz, M.D., & Ogg, G. (Eds.) (2012). *The Geologic Time Scale 2012*. Boston : Elsevier.
- Greb, S. F., DiMichele, W.A., & Gastaldo, R.A. (2006). Evolution and importance of wetlands in earth history, In S. F. Greb, & W. A. DiMichele (Eds.). *Wetlands through time* (Vol. 339). (pp. 1-33). Boulder: Geological Society of America.
- Grigorescu, D. (2010). Les premisses géologiques et paléontologiques de la Théorie Darwiniste. *Acta Palaeontologia Romaniae*, 7, 163-169.
- Grzegorz, R. (2005). Toward understanding Late Devonian global events: few answers, many questions. In J. Over, J. Morrow, & P. Wignall (Eds.). *Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events* (pp. 5- 36). Amsterdam: Elsevier.
- Gutiérrez-Alonso, G., Fernández-Suárez, J., & Weil, A.B. (2004). Orocline triggered lithospheric delamination. In A. Sussman, & A.B. Weil, (Eds.). *Paleomagnetic and Structural Analysis of Orogenic Curvature. Geological Society of America Special Paper*, 383, 121-131.
- Gutiérrez-Marco, J. C., Piçarra, J. M., Meireles, A. C., Cózar, P., García-Bellido, D. C., Pereira, Z. ... Gómez-Barreiro, J. (2019). Early Ordovician–Devonian Passive Margin Stage in the Gondwanan Units of the Iberian Massif. In C. Quesada & J. T. Oliveira, (Eds.). *The Geology of Iberia: a geodynamic approach (Volume 2: The Variscan Cycle)*. (pp. 349-429) Berlin: Springer, Regional Geology Review series.
- Hajalasz, B. (1974). Tentaculites of the Upper Silurian and Lower Devonian of Poland. *Acta Paleontologica polonica*, 19(4), 455-500.
- Hall, J., & Clarke, J. M. (1984). *Paleontology: Vol. 8 – An introduction to the study of the genera of Paleozoic Brachiopoda, Part II*. London: Forgotten Books.
- Harper, D. (2000). Dalmanellidina. In A. Williams, C.H.C. Brunton, & S.J. Carlson (Eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda revised. Volume 3: linguliformea, craniiformea, and rhynchonelliformea (part)*. Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America and University of Kansas.
- Higgs, K.T., Streel, M., Korn, D., & Paproth, E. (1993). Palynological data from the Devonian–Carboniferous boundary beds in the new Stockum trench II and the Hasselbach borehole, Northern Rhenish Massif, Germany. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, 115, 551-557.
- Holstein, T. (1981). The morphogenesis of nematocytes in *Hydra* and *Forskalia*: a ultrastructural study. *Journal of Ultrastructure Research*, 75, 276-290.
- Holloway, D.J. (2005). The trilobite genera *Eocryphops* and *Plagiolaria* (Phacopidae). *Paläontologische Zeitschrift*, 79(2), 227-239. <https://doi.org/10.1007/BF02990186>
- Honegger, R., Edwards, D., Axe, L., & Strullu-Derrien, D. (2017). Fertile *Prototaxites taiti*: a basal ascomycete with inoperculate, polysporous asci lacking croziers. *Philosophical Transactions B: Biological Sciences*, 373. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2017.0146>
- House, M.R. (1985). Correlation of mid-Palaeozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations. *Nature*, 313, 17-22. <https://doi.org/10.1038/313017a0>
- House, M.R. (1996). The Middle Devonian Kačák Event. *Proceedings of the Ussher Society*, 9, 79-84.
- House, M.R., Feist, R., & Korn, D. (2000). The Middle/Upper Devonian boundary at Puech de la Suque, Southern France. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 225, 49-58.
- Hauser, J. (2008). *Revision von Tiaracrinus (Crinoidea, Cladida) aus dem Paläozoikum der Eifel und dem Sauerland (Rheinisches Schiefergebirge), Massiv Armorica (Frankreich), Böhmen (Tschechien) und Nord-Afrika (Algerien)*. Bonn: Published by the author.
- Jain, S. (2017). *Fundamentals of Invertebrate Palaeontology: Macrofossils*. Berlin: Springer Geology.

- Jansen, U. (2001). On the genus *Acrospirifer* Helmbrecht *et* Wedekind, 1923 (Brachiopoda, Lower Devonian) (Contributions to Lower Devonian brachiopods from the Rheinisches Schiefergebirge and adjacent areas, 1). *Journal of Geosciences*, 46(3-4), 131-144.
- Jansen, U. (2008). Biostratigraphy and correlation of the traditional Emsian stage. In A.I. Kim, F.A. Salimova, & N.A. Meshchankina (Eds.) *Global Alignments of Lower Devonian Carbonate and Clastic Sequences: Contributions from the IGCP 499 Project/SDS Joint Field Meeting, Kitab State Geological Reserve*, August 25 - September 3, 2008. pp. 42-45.
- Johnson, J.G. (1966). *Parachonetes*, a new Lower and Middle Devonian brachiopod genus. *Palaeontology*, 9(3), 365 - 370.
- Johnson, J.G., & Hong- Fei, H. (2006). Delthyridoidea. In A. Williams, C. H. C. Brunton, & S. J. Carlson (Eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda revised. Volume 3: linguliformea, craniiformea, and rhynchonelliformea (part)*. Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America and University of Kansas.
- Julivert, M., Fontboté, J., Ribeiro, A., & Conde, L. (1972). *Mapa Tectónico de la Península Ibérica y Baleares, escala 1/1.000.000. Servicio de publicaciones de Industria*. Madrid: Instituto Geológico y Minero de España.
- Kaiser, S.I., Aretz, M., & Becker, R.T. (2015). The global Hangenberg Crisis (Devonian–Carboniferous transition): review of a first-order mass extinction. *Geological Society, Special Publications*. <https://doi.org/10.1144/SP423.9>
- Kenrick, P., & Crane, P., R. (1997). The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389: 33-39. <https://doi.org/10.1038/37918>
- Kenrick P, Wellman C.H., Schneider H., & Edgecombe G.D. (2012) A timeline for terrestrialization: consequences for the carbon cycle in the Palaeozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 519-536. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0271>
- Kenrick, P., & Strullu-Derrien, C. (2014). The Origin and Early Evolution of Roots. *Plant Physiology* 166, 570-580. <https://doi.org/10.1104/pp.114.244517>
- Klapper, G. (2000). Species of Spathiognathodontidae and Polygnathidae (Conodonta) in the recognition of Upper Devonian stage boundaries. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 220, 153-159
- Klapper, G. (2007). Conodont taxonomy and the recognition of the Frasnian/ Famennian (Upper Devonian) Stage Boundary. *Stratigraphy*, 4(1), 67-76.
- Klapper, G., Feist, R., Becker, R.T., & House, M.R. (1993). Definition of the Frasnian / Famennian Stage boundary. *Episodes* 16, 433-441.
- Kleffner, M.A., Barrick, J.E., Ebert, J.R., Matteson, D.K., & Karlsson, H.R. (2009). Conodont biostratigraphy, $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy, and recognition of Silurian/Devonian boundary in the Cherry Valley, New York region of the Appalachian Basin. In D.J. Over, (Ed.). *Conodont Studies Commemorating the 150th Anniversary of the First Conodont Paper (Pander, 1856) and the 40th Anniversary of the Pander Society*. (pp. 57-73) *Palaeontographica Americana*, 62.
- Koch II, W.F. (1986). *Delthyris sculptilis* Hall, 1843 (brachiopoda) from the Middle Devonian Hamilton group is a *Megakozłowskiella*. *Journal of Paleontology*, Vol. 60, pp. 965-967.
- Korn, D. (1997). The Paleozoic ammonoites of the South Portuguese Zone. *Memórias do Instituto Geológico e Mineiro*, 33, 1-131.
- Korn, D., Clausen, C., D., & Luppold, F.W. (1994). Die Devon/Karbon-Grenze im Rheinischen Schiefergebirge. *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 29, 1-221.
- Lafuste, J., & Plusquellec, Y. (1976). *Kerforneidictyum* n. gen. (Tabulata, Dévonien) morphologie et microstructure. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7ème sér., 18(6) : 1699-1711.
- Lane, N.G., & Webster G.D. (1980). Crinoidea. In T. Broadhead, & J.A. Waters (Eds.). *Echinoderms, notes for a short course. University of Tennessee*. (pp. 144–157) *Studies in Geology* 3.
- Larsson, K. (1979). Silurian tentaculitids from Gotland and Scania. *Fossils and Strata* 11, 1-180.

- Laurin, M. (2010). *How Vertebrates Left the Water*. California: University of California Press.
- Legoinha, P., Martínez-Graña, A.M., & González-Delgado, J.A. (2017). O papel das novas tecnologias na cartografia geológica, ensino de Ciências da Terra e geoturismo. In A. Baratas Díaz, F. Barroso. Barcenilla, & P.M. Callapez, (Eds). *Los mapas de La Naturaleza // Os mapas da Natureza. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, Segunda época, 14, 375-393.
- Levin, H.L. (2013). *The Earth through Time*. 10th edition. New York, Wiley Global Education.
- Le Menn, J. (1985). Les Crinoides du Dévonien inférieur et moyen du Massif armoricain: systématique, paléobiologie, évolution, paléoécologie, biostratigraphie. Édition 30 de *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*.
- Le Menn, J., Gouvernec, R., Plusquelec, Y., Piçarra, J.M., Pereira, Z., Robardet, M., & Oliveira, J.T. (2002). Lower Devonian benthic faunas from the Barrancos area (Ossa Morena Zone, Portugal) and their paleobiogeographic affinities *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 89, 19-38.
- Lemos de Sousa M.J. (1984). Aditamento relativo ao Carbonífero. In A.C. Medeiros, E. Pereira, & A. Moreira (Eds.). *Notícia Explicativa da folha nº9-D (Penafiel) da Carta Geológica de Portugal à escala 1/50000*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Lemos de Sousa M.J. & Oliveira, J.T. (Eds.). (1983). The Carboniferous of Portugal. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal* (nova série), 29, 179-185.
- Lenz, A.C. (1973). *Nadiastrophia* from the Headless Formation (Eifelian), Mackenzie Mountains, District of Mackenzie, Northwest Territories. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 10(9), 1460-1464.
- Ljaschenko, G. (1955). New facts on the systematics of Tentaculitids, Nowakids and Stylionids. *Biulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel geologicheskii Ser. Geol. Moscow*, 30(3), 94-95.
- Lopes, G., Pereira, Z., Fernandes, P., Piçarra, J.M., & Oliveira, J.T. (2009). Silurian to Lower Devonian palynomorphs from Barrancos region, Ossa Morena Zone, Portugal: Preliminary results. Absts. *Book CIMP Faro'09 - II Joint meeting of spores-pollen and acritarch Subcommissions*.
- Lopes, G., Pereira, Z., Fernandes, P., & Piçarra, J. M. (2019). Estudo bioestratigráfico do núcleo do sinclinal da Serra de S. Mamede, região de Portalegre – investigação das sucessões do Carbónico inferior da Zona Centro Ibérica, Portugal. *Comunicações Geológicas. X Congresso Nacional de Geologia*. 115, 79-89.
- Lottmann, J. (1990). Die pumilio-Events (Mittel-Devon). *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie* 44, 1-98.
- Lotze, F. (1945). Zur Gliederung der Varisziden der Iberischen Meseta, Geotektonische Forschungen, 6, 78-92. Traduzido por J. M. Ríos, (1950). Observaciones respect a la division de los variscides de la Meseta Ibérica, *Publicaciones Extranjeras sobre la Geología de España*, 5, 149-166.
- Lucas, S.G. (2015). *Thinopus* and a Critical Review of Devonian Tetrapod Footprints. *Ichnos*, 22(3-4), 136-154, <https://doi.org/10.1080/10420940.2015.1063491>
- Lucas, S.G., & Shen, S. (2016). The Permian chronostratigraphic scale: History, status and prospectus. *Geological Society Special Publications*, 450, 21-50.
- Machado, G., Hladil, J., Koptiková, L., Fonseca, P.E., Rocha, F.T., & Galle, A. (2009). The Odivelas Limestone: evidence for a Middle Devonian reef system in western Ossa Morena Zone (Portugal). *Geologica Carpathica*, 60(2), 121-137.
- Machado, G. (2010). *Palinologia e estratigrafia do Pz superior da ZOM, Nw e Sw de Portugal*. Tese de Doutoramento não publicada. Universidade de Aveiro, Aveiro.
- Machado, G., Hladil, J., Slavík, L., & Chadimova, L. (2010). An Emsian-Eifelian calciturbidite sequence and the possible correlatable pattern of the Basal Choteč Event in Western Ossa-Morena zone, Portugal (Odivelas Limestone). *Geologica Belgica*, 13, 431-446.
- Machado, G., Francu, E., Vavrdová, M., Flores, D., Fonseca, P.E., Rocha, F. ... Chaminé, H.I. (2011). Stratigraphy, palynology and organic geochemistry of the Devonian- Mississippian metasedimentary Albergaria-a Velha Unit (Porto-Tomar shear zone, W. Portugal). *Geological Quarterly*, 55(2), 139-164.

- Machado, G., Vardová, M., Fonseca, M., Fonseca, P. E., & Rocha, F. (2018). Pennsylvanian continental Buçaco Basin (NW Iberia). *Geobios*, 51(6), 507-516.
- Machado, G., Moreira, N., & Silvério, G. (2020). Devonian sedimentation in the SW boundary of the Ossa-Morena Zone: state of art and paleogeography. *Comunicações Geológicas. LNEG. XII Congresso Ibérico de Geoquímica/XX Semana de Geoquímica*. 107, *Fascículo Especial 1*, 43-47. <https://doi.org/10.1007/s12549-019-00415-1>.
- Machado, G., Slavík, L., Moreira, N., & Fonseca, P.E. (2020). Prasinophyte bloom and putative fungi abundance near the Kačák event (Middle Devonian) from the Odivelas Limestone, Southwest Iberia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 1-11.
- Maletz, J. (2014). The classification of the Pterobranchia (Cephalodiscida and Graptolithina). *Bulletin of Geosciences*. 89(3), 477–540.
- Manda, S., & Frýda, J. (2010). Silurian-Devonian boundary events and their influence on cephalopod evolution: Evolutionary significance of cephalopod egg size during mass extinction. *Bulletin of Geosciences* 85(3), 513-540.
- Marcos, A. (1973). Las series del Paleozoico inferior y la estructura herciniana del occidente de Asturias (NW de España). *Trabajos de Geología Universidad de Oviedo*, 6, 1-113.
- Marshall, J.E. A. (2013). Research project: The Mid-Palaeozoic biotic crisis: Setting the trajectory of Tetrapod evolution. https://www.southampton.ac.uk/oes/research/projects/the_mid_palaeozoic_biotic_crisis.page#project_overview%0A Consultada a 19/5/2019.
- Marshall, J.E.A., Brown, J.F., & Astin, T.R. (2011). Recognising the Taghanic Crisis in the Devonian terrestrial environment and its implications for understanding land-sea interactions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304, 165–183.
- Marshall, J.E.A., Lakin, J., Troth, I. & Wallace-Johnson, S. M. (2020). UV-B radiation was the Devonian-Carboniferous boundary terrestrial extinction kill mechanism. *Science Advances* 6.
- Martínez Catalán J., Aller, J., Cortés, G., Alonso, J. L., & Bastida, F. (2008). The Iberian Variscan orogen. In A. G. Cortés, (Ed.). *Contextos geológicos españoles*. (pp.13-30) *Instituto Geológico y Minero de España*.
- Martínez Catalán, J., Arenas, R., & Díez Balda, M. (2004). Extensión y metamorfismo de baja presión en el Manto de Mondoñedo. In J. Vera (Ed.). *Geología de España*. (pp. 58-59) Madrid: SGE-IGME.
- Martinson, A. (1977). *The Silurian-Devonian boundary: final report of the Committee of the Siluro-Devonian Boundary within IUGS Commission on Stratigraphy and a state of the art report for Project Ecostratigraphy*. International Union of Geological Sciences, Series A5. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Mata, J., & Munhá, J. (1986). Geochemistry of mafic metavolcanic rocks from the Estremoz region (South Central Portugal). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 71, (2), 175-185.
- Mata, J., & Munhá, J. (1990). Magmatogénese de metavulcanitos câmbricos do nordeste alentejano: os estádios iniciais de “rifting” continental. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 76, 61-89.
- McGhee, G. R. (1996). *The Late Devonian Mass Extinction: The Frasnian/Famennian Crisis*. Columbia: Columbia University Press.
- McGhee, G. R. (2012). *Extinction: Late Devonian Mass Extinction*. Chichester: eLS. John Wiley & Sons, Ltd.
- McGhee, G. R. (2013). *When the Invasion of Land Failed: The Legacy of the Devonian Extinctions*. Columbia: Columbia University Press.
- McRoberts, C. (1998). *Laboratory Notes. Invertebrate Paleontology*. New York: State University of New York, College at Cortland.
- Medeiros, A. C., Pereira, E. & Moreira A. (1980). *Carta Geológica de Portugal na escala 1/50 000: Notícia explicativa da folha 9-D (Penafiel)*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Meireles, C.A.P. (2011). *Litoestratigrafia do Paleozóico do Sector a Nordeste de Bragança, Trás-os-Montes*. Tese de Doutoramento. Universidade do Porto, Faculdade de Ciências.

- Mellado, M.T., & Thadeu, D. (1947). Trilobites do Devónico inferior português. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 28, 265-296.
- Miller, F.K., & Clark, L.D. (1975). Geology of the Chewelah- Loon Area, Stevens and Spokane Counties, Washington. *US Geological Survey Professional Paper*, 806, 1-74.
- Mitchell, C.E., Melchin, M.J., Cameron, C.B., & Maletz, J. (2013) Phylogenetic analysis reveals that *Rhabdopleura* is an extant graptolite. *Lethaia*, 46, 34–56.
- Moore, R.C. (Ed.) (1965). *Treatise on invertebrate paleontology. Part H, Brachiopoda*, 2 Vols. Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder.
- Moore, R.C., & Jeffords, R.M. (1968). Echinodermata article 9 Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns. Kansas: The University of Kansas Publications, 9, 1–86.
- Moreira, R. (Ed.) (1994). *Historia Natural. Vol. 12 - Paleontologia*. Lisboa: Edições Zairol.
- Munhá, J. (1990). Metamorphic evolution of the South Portuguese/Pulo do Lobo Zone, In R.D. Dallmeyer & E. Martínez-García (Eds.) *Pre-Mesozoic Geology*, (pp. 363-368). Berlin: Springer-Verlag.
- Murphy, B., Keppie, J., Nance, R. D., & Dostal, J. (2010). Comparative evolution of the Iapetus and Rheic Oceans: A North America perspective. *Gondwana Research* 17, 482–499.
- Nance, R.D., Gutiérrez-Alonso, G., Keppie, J.D., Linnemann, U., Murphy, B., Quesada, C. ... Woodcock N. H. (2010). *Evolution of the Rheic Ocean* (pp. 194-222) *Gondwana Research* 17, 2–3, Boston: Elsevier.
- Narkiewicz, K., & Narkiewicz, M. (2014). The age of the oldest tetrapod tracks from Zachełmie, Poland. *Lethaia*, 48(1), 10–12.
- Nichols, G. (2009). *Sedimentology and stratigraphy*. London: Wiley-Blackwell.
- Niedźwiedzki, G., Szrek, P., Narkiewicz, K., Narkiewicz, M., & Ahlberg, P. E. (2010). Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature*, 463, 43–48 <https://doi.org/10.1038/nature08623>
- Ogg, J. G. Ogg, M. G., & Gradstein F. M. (2016). Concise Geologic Time Scale: 2016. *Elsevier*.
- Oliver, W.A. Jr., & Coates, A.G. (1987). Phylum Cnidaria. In R.S.B. Boorman, A.H. Cheetman, & A.J. Rowell (Eds.). *Fossil Invertebrates*. (pp. 140-193) Oxford: Blackwell, Scientific Publications.
- Oliveira, J.T. (1983). The marine Carboniferous of South Portugal: a stratigraphic and sedimentological approach. In M.J. Lemos de Sousa, & J.T. Oliveira, (Eds.) *The Carboniferous of Portugal*. (pp.3-38) Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal, 29.
- Oliveira, J.T. (Coord.) (1992). *Carta Geológica de Portugal, na escala 1/200.000. Notícia Explicativa da Folha nº8*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Oliveira, J., Pereira, E., Piçarra, J., Young, T., & Romano, M. (1992). O Paleozóico Inferior de Portugal: síntese da estratigrafia e da evolução paleogeográfica. In J.C. Gutiérrez-Marco, J. Saavedra, & I. Rábano (Eds.). *Paleozóico Inferior de Ibero-América* (pp. 359-375). Badajoz: Universidad de Extremadura.
- Oliveira J.T., Piçarra, J., M., Pereira, Z., Le Menn, J., & Gouvernec, R. (2000). Silurian to Carboniferous successions of the SW Iberian Massif (Portugal), The Dornes section. Livro- guia da VIII International Field Meeting of IGCP (Portugal), Universidade de Évora. 15-42.
- Oliveira, J.T. (2013). Geologia da Região da Antiforma de Estremoz. Livro de Resumos do VII encontro de professores de geociências do Alentejo e Algarve. 5-6 de abril de 2013, Convento das Maltezas, Estremoz.
- Oliveira, J.T., Horn, M., Kullmann, J., & Paproth, E. (2006). Recent advances on the Upper Devonian palynostratigraphy of the Pulo do Lobo Domain, South Portuguese Zone, Portugal. In J. Bek, R. Brocke, J. Daskova, & O. Fatka (Eds.). *Palaeozoic Palynology in Space and Time*. (pp. 42-43) Prague: Institute of Geology, Academy of Sciences.
- Oliveira, J.T., González-Clavijo, E., Alonso, J., Armendáriz, M., Bahamonde, J. R., Braid, J. A., Colmenero, J. R. ... Pereira, Z. (2019). Synorogenic Basins. In C. Quesada, J. T. Oliveira (Eds.). *The Geology of Iberia: a geodynamic approach (Vol. 2: The Variscan Cycle)* (pp 49-429) Berlin: Springer, Regional Geology Review series.

- Ordoñez Casado, B. (1998). *Geochronological studies of the Pre-Mesozoic basement of the Iberian Massif: the Ossa Morena Zone and the Allochthonous Complexes within the Central-Iberian Zone*, Ph.D. thesis, ETH Zurich.
- Palaeos: Life through deep time. <http://palaeos.com/time/index.html> (acedido em Fevereiro 2017).
- Pamplona, J. & Ribeiro, A (2013). Evolução Geodinâmica da Região de Viana do Castelo (Zona Centro-Ibérica, NW Portugal) In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha, & J.C. Kullberg (Eds.). *Geologia de Portugal, volume 1: Geologia pré-mesozoica*. (pp. 787-807). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Pastor-Galán, D., Gutiérrez-Alonso, G., Zulauf, G., & Zanellán, F. (2012). Analogue modeling of lithospheric-scale orocline buckling: Constraints on the evolution of the Iberian-Armorican Arc. *Geological Society of America Bulletin*, 124, 1293-1309. <https://doi.org/10.1130/B30640.1>
- Paproth, E., Feist, R., & Flajs, G. (1991). Decision on the DevonianCarboniferous boundary stratotype. *Episodes* 14(4), 331-336.
- Pawlik, Ł., Buma, B., Šamonil, P., Kvaček, J., Gałazka, A., Kohout, P., & Malik, I. (2020). Impact of trees and forests on the Devonian landscape and weathering processes with implications to the global Earth's system properties - A critical review. *Earth-Science Reviews*, 205, 103200. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103200>
- Pawson, D.L. (2007). Phylum Echinodermata. In Z.Q. Zhang, & W.A. Shear, (Eds.) *Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy*. (pp. 749-764) *Zootaxa*, 1668, 1-766.
- Pérez-Estaún, A., Bea, F., Bastida, F., Marcos, A., Martínez Catalán, J.R., Martínez Poyatos, D. ... González Lodeiro, F. (2004). La Cordillera Varisca Europea: El Macizo Ibérico. In J.A. Vera (Ed.). *Geología de España* (pp. 21-230). Madrid: SGE- IGME.
- Perdigão, J.C. (1967). Descoberta de Mesodevónico em Portugal (Portalegre). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 52, 27-48.
- Perdigão, J.C. (1972-73a). O Devónico de Barrancos (Paleontologia e Estratigrafia). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 56, 33-54.
- Perdigão J.C. (1972-73b). A fauna das grés e quartzitos silúricosdevónicos de Portalegre e a sua posição estratigráfica. *Comunicações dos Serviços Geológico de Portugal*, 56, 5-32.
- Perdigão, J.C. (1974). O Devónico de Portalegre. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 57, 203-225.
- Perdigão, J.C. 1977. O Devónico de S. Félix de Laúndos. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 61, 13-32.
- Perdigão, J.C. (1979). O Devónico de Dornes (Paleontologia e Estratigrafia). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 65, 193-199.
- Perdigão, J.C., Oliveira, J.T., & Ribeiro, A. (1982). *Notícia explicativa da folha nº44-B (Barrancos) da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50.000*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Pereira, B. (2010). *Ossículos de Equinodermes do Miocénico da Península de Setúbal*. Tese de Mestrado, Universidade de Lisboa.
- Pereira, E. (1987). *Estudo geológico estrutural da região de Celorico de Basto e sua interpretação geodinâmica*. Tese de doutoramento não publicada. Universidade de Lisboa, Lisboa.
- Pereira, E. (Coord) (1992). Carta Geologica de Portugal na escala 1:200000 e Notícia explicativa da Folha 1. Lisboa: *serviços Geológicos de Portugal*. 83 pp.
- Pereira, E., & Meireles, C. (1992). Guia de excursão Geológica a Póvoa do Varzim. *XIV Reunion de Geologia Y Minería del NO Peninsular. Laboratorio Xeologico de Laxe*.
- Pereira, I. (2014). *Petrologia e geoquímica dos migmatitos e granitóides do sector Figueira de Castelo Rodrigo - rio Águeda: evolução litológica e estrutural no contexto da zona de Cisalhamento Juzbado - Penalva do Castelo*. Tese de mestrado, Universidade de Évora.
- Pereira, M.F., Chichorro, M., Williams, I.S. & Silva, J. B. (2008). Zircon U-Pb geochronology of paragneisses and biotite granites from the SW Iberian Massif (Portugal): evidence for a paleogeographic link between the Ossa-Morena Ediacaran basins and the West African

- craton. In Ennih, N. & Liégeois, J.P. (Eds.). *The Boundaries of the West African Craton*. Geological Society, London, Special publications, 297, pp. 385-404.
- Pereira, Z., Clayton, G., & Oliveira, J.T. (1996). Palynostratigraphy of the Devonian-Carboniferous Boundary in Southwest Portugal. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, 117(1), 189-199.
- Pereira, Z., Fernandes, P. & Oliveira, J.T. (2006). Upper Devonian palynostratigraphy and organic matter maturation of the Pulo do Lobo Domain, South Portuguese Zone, Portugal. *Comunicações Geológicas*, 93, 23-38.
- Pereira, Z., Matos, J., Fernandes, P., & Oliveira, J.T. (2007). Devonian and Carboniferous palynostratigraphy of the South Portuguese Zone, Portugal - An overview. *Comunicações Geológicas*, 94, 53-79.
- Pereira, Z., Matos, J., Fernandes, P., Jorge, R., & Oliveira, J.T. (2009). New lower Givetian age miospores of the Phyllite-Quartzite Group (São Francisco da Serra Anticline, Iberian 36 Pyrite Belt-Portugal). *Abstracts Book CIMP Faro '09 - II Joint meeting of spores-pollen and acritarch Subcommissions*.
- Pereira, Z., Meireles, C., & Pereira, E. (1999a). Upper Devonian Palynomorphs of NE Sector of Trás-os-Montes (Central Iberian Zone). Livro de resumos da XV Reunião Geologia do Oeste Peninsular (pp. 201-206) Badajoz.
- Pereira, Z., Piçarra, J.M., & Oliveira, J.T. (1999b). Lower Devonian palynomorphs from the Barrancos region, Ossa Morena zone, Portugal. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 38(2-3), 239-245.
- Piçarra, J.M. (1997). Nota sobre a descoberta de graptólitos do Devónico Inferior na Formação de Terena, em Barrancos (Zona de Ossa Morena). In A. Araújo, & F. Pereira, (Eds.). *Estudos sobre a Geologia da Zona de Ossa-Morena (Maciço Ibérico)*. (pp.27-36) Livro de homenagem ao Prof. Francisco Gonçalves, Universidade de Évora.
- Piçarra, J.M. (2000). *Estudo estratigráfico do sector de Estremoz-Barrancos, Zona de Ossa Morena, Portugal. Litoestratigrafia e bioestratigrafia do intervalo Câmbrico Médio?-Devónico Inferior*. Tese de doutoramento não publicada, Universidade de Évora.
- Piçarra, J.M. (2012). O Património Geológico-Mineiro da região de Barrancos (Sul de Portugal). Memórias e Notícias: Geociências no Espaço Lusófono. Imprensa da Universidade de Coimbra. I Congresso Internacional “GeoCiências na CPLP” Universidade de Coimbra 12 a 19 de maio de 2012.
- Pillet, J. (1950). Contribution a l'etude des schistes, calcschistes et grauwaques d'Angers; III, La faune des schistes bleus des fours a chaux d'Angers. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 39-48. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.S5-XX.1-3.39>
- Pisani, D. (2009). Arthropods (Arthropoda). In S.B. Hedges, & S. Kumar (Eds.). *The Timetree of Life* (pp. 251-254) Oxford: OUP.
- Plusquellec, Y. (2005). *Hadrophyllyum asturicum* n. sp., Devonian Rugosa of the Cantabrian Chain (Spain), sole representative of the genre outside North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1, 46-64.
- Plusquellec, Y. (2007). Histoire naturelle des pleurodictyformes (cnidaria, tabulata, devonien) du massif armoricain et des régions maghrebo-européennes principalement. *Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, 32.
- Pocock, Y.P. (1965). *Devonian and Carboniferous schizophoriid brachiopods from western Europe*. Thesis submitted for Ph.D. degree, London University.
- Priem, F. (1911). Sur des poissons et autres fossiles du Silurien Supérieur du Portugal. *Comunicações da Comissão do Serviço Geológicos de Portugal*, 8, 1-11.
- Prokop, R., & Slámová, R. (2012). New species of crinoids based on their columnals and stem fragments (col.), from the Lower Devonian Zlíčov Limestone (Barrandian area, Czech Republic). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B Historia Naturalis.*, 68(3-4), 133-138.
- Pruvost, P. (1914). Observations sur les terrains Dévoniens et Carbonifères du Portugal et sur leur faune. *Comunicações Serviços Geológicos de Portugal*, 10, 121.

- Qvarnström, M., Szrek, P., Ahlberg, P., E., & Niedźwiedzki, G. (2018). Non-marine palaeoenvironment associated to the earliest tetrapod tracks. *Scientific Reports* 8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19220-5>
- Racheboeuf, P.R. (1998). The Chonetoidae brachiopods. A revised and updated systematic and bibliographic catalogue. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 148.
- Racheboeuf, P.R. (2000). Chonetidina. In A. Williams, C.H.C. Brunton, & S.J. Carlson, (Eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda revised. Volume 3: linguliformea, craniiformea, and rhynchonelliformea (part)*. Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas: *The Geological Society of America and University of Kansas*.
- Racheboeuf, P.R., & Thanh, T. (2000). Lower Devonian chonetoidae brachiopods from Bac Bo, North Việt Nam. *Palaeontology*, 43(6), 1039–1068.
- Rafferty, J.P. (2010). *The Paleozoic Era: Diversification of Plant and Animal Life. The Geologic History of Earth*. New York: The Rosen Publishing Group, Inc.
- Ribeiro, A. (1974). Contribution à l'étude Tectonique de Trás-os-Montes Oriental. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, n.s., 24, 1-168.
- Ribeiro, A. (1983a). Relações entre formações do Devónico Superior e o Maciço de Évora na região de Cabrela (Vendas Novas). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 69(2), 267-269.
- Ribeiro, A. (1983b). Structure of the Carrapateira nappe in the Bordeira Area, SW Portugal. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, 29, 91-97.
- Ribeiro, A., Quesada, C., & Dallmeyer, R. D. (1990). Geodynamic evolution of the Iberian Massif, In R.D. Dallmeyer & E. Martínez-García (Eds.). *Pre-Mesozoic Geology of Iberia*, (pp. 397-410). Berlin: Springer-Verlag.
- Ribeiro, A., Dias, R., & Silva, J.B. (1995). Genesis of the Ibero-Armorican Arc. *Geodinamica Acta*, 8(2), 173-184.
- Ribeiro, A., Munhá, J., Dias, R., Mateus, A., Pereira, E., Ribeiro, L. ... Pedro, J. (2007). Geodynamic evolution of SW Europe Variscides. *Tectonics*, 26(6). <https://doi.org/10.1029/2006TC002058>
- Ribeiro, A., Pereira, E., Ribeiro, M.L., & Castro, P. (2013). Unidades alóctones da região de Morais (Trás-os-Montes oriental) In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha & J. Kullberg (Eds.) *Geologia de Portugal volume 1: Geologia pré-mesozoica*. (pp. 333-376). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Ribeiro, A., Romão, J., Henriques, S., Dunning, G., Ribeiro, M.L., Neiva, A. ... Castro, P. (2010a). Thick-skinned inter-plate and intra-plate tectonics in NW and SW Iberia. VIII Congresso Nacional de Geologia, em Braga (9-16 de Julho 2010).
- Ribeiro, A., Munhá, J., Fonseca, P., Araújo, A., Pedro, J., Mateus, A. ... Jesus, A. (2010b). Variscan Ophiolite Belt in the Ossa-Morena Zone (Southwest Iberia): Geological characterization and geodynamic significance. *Gondwana Research*, 17, 408-421.
- Ribeiro, A., & Silva, J. (1983). Structure of the South Portuguese Zone. In M. J. Lemos de Sousa & J.T. Oliveira (Eds.). *The Carboniferous of Portugal. Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, 29, 83-89.
- Richardson, J.B., & McGregor, D.C. (1986). Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone Continent and adjacent areas. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 364, 1-79.
- Richardson, J.B., Rodriguez, R.M., & Sutherland, J.E. (2000). Palynology and recognition of the Silurian/Devonian boundary in some British terrestrial sediments by correlation with other European marine sequences - a progress report. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 220, 1-7.
- Rode, A. (2005). Systematic revision of the middle and late Devonian Brachiopods *Schizophoria* (*Schizophoria*) and '*Schuchertella*' from North America. *Journal of Systematic Palaeontology*, 3(2), 133–167.
- Rodrigues, J., Pereira, E., & Ribeiro, A. (2006). Estrutura interna do Complexo de Mantos Parautoctones, sector de Murça – Mirandela (NE de Portugal). In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha and J.C. Kullberg (Eds.). *Geologia de Portugal no contexto da Ibéria*, (pp. 63-84) Universidade de Évora.

- Rodrigues, J., Pereira, E., & Ribeiro, A. (2013). Complexo de Mantos Parautóctones do NE de Portugal: Estrutura interna e Tectonoestratigrafia. In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha & J. Kullberg (Eds.). *Geologia de Portugal volume 1: Geologia pré-mesozoica*. (pp. 275-332). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Rodrigues, J., Ribeiro, A., Pereira, E., & Meireles, C. (2003). Organização tectonoestratigráfica do complexo parautóctone do NE de Portugal: uma proposta. *Ciências da Terra (UNL)*, Lisboa, número especial, 5, D77-D79 [CD-ROM]
- Rodríguez, R.G., Varea, P.M., Lodeiro, F.G., Parra, L.M.M., Poyatus, D.M., & Matas, J. (2007). Microflora y conodontos del Mississippense en la Fm Gévora (Núcleo del sinforme la Codosera-Puebla de Obando, SO de la Zona Centroibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España.*, 20(1-2), 71- 88.
- Robadert, M., & Gutiérrez-Marco, J.C. (2004). The Ordovician, Silurian and Devonian sedimentary rocks of the Ossa-Morena Zone (SW Iberian Peninsula, Spain). *Journal of Iberian Geology*, 30, 73-92.
- Rocha, R. (2009). Carlos Teixeira (1910-1982) Uma vida devotada ao serviço da Ciência. In J. C. Kullberg, & R., B. Rocha, (Eds.) *Homenagem aos Fundadores e Primeiros Sócios da Sociedade Geológica de Portugal*. (pp 19-24). Lisboa: Boletim da Sociedade Geológica de Portugal, 25, 13-17.
- Rocha, R., Pereira, Z., & Araújo, A. (2010). Novos dados bioestratigráficos (miosporos) na Formação de Terena- Implicações para a interpretação estrutural (Rio Ardila, Barrancos). *VIII Congresso Nacional de Geologia. Revista Electrónica de Ciências da Terra*, 17(16), 1-4.
- Romão, J. (2006). *Notícia Explicativa da Carta geológica 1: 50 000, nº 28-A Mação*. Lisboa: Departamento de Geologia do Instituto Nacional de Engenharia, Tecnologia e Inovação.
- Romão, J., Oliveira, J.T., Silva, J.B., & Ribeiro, A. (1998). Nota sobre a sequência estratigráfica silúrico-devónica no sinforma de Amêndoa-Carvoeiro, bordo SW da Zona Centro Ibérica, Portugal. In *Actas do V Congresso Nacional de Geologia*. Lisboa.
- Romão, J., Metodieff, D., Dias, R., & Ribeiro, A. (2013). Evolução geodinâmica dos sectores da Autóctone da Zona Centro Ibérica In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha, & J. C. Kullberg (Eds.) *Geologia de Portugal, volume 1: Geologia pré-mesozoica*. (pp. 205- 257). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Rozhnov, S.V. (2014). Bilateral symmetry in ontogeny and regeneration of solitary Rugosa (Cnidaria; Paleozoic). *Paleontological Journal*, 48(11), 1183-1193. <https://doi.org/10.1134/S0031030114110094>
- Rudwick, M.J.S. (1985). *The Great Devonian Controversy: The Shaping of Scientific Knowledge among Gentlemanly Specialists*. Chicago: University of Chicago Press.
- Sá, A.A., Meireles, C., Correia, P., Piçarra, J., Castro, P., Rocha, D. ... Flores, D. (2014). A sequência paleozoica da região de Valongo-Arouca (N Portugal). *IX Congresso Nacional de Geologia/ segundo Congresso de Geologia dos Países de Língua Portuguesa*, Porto, 18 a 24 de julho de 2014. Memórias, 20, 75-95.
- Saltzman, M.R. (2002). Carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) stratigraphy across the Silurian-Devonian transition in North America: Evidence for a perturbation of the global carbon cycle. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 187, 83-100.
- Sánchez-García, T., Chichorro, M., Solá, R., Álvaro, J. J., Díez-Montes, A., Bellido, F., Ribeiro, M. L. ... López-Carmona, A. (2019). The Cambrian-Early Ordovician rift stage in the Gondwanan units of the Iberian Massif. In C. Quesada and J.T. Oliveira (Eds.). *The Geology of Iberia: A Geodynamic Approach*, Regional Geology Reviews. Springer, Cham, Vol. 2, The Variscan Cycle, Cap. 2, (pp 27-74).
- Sequeira, A., J., D. (2011). Microfósseis do Grupo das Beiras (Monfortinho – Salvaterra do Extremo, Beira Baixa, Portugal Central). *Comunicações Geológicas*, 98, 55-60.
- Schäfer, H.J., Gebauer, D., Nägler, T.F., & Eguiluz, L. (1993). Conventional and ion-microprobe U-Pb dating of detrital zircons of the Tentudía Group (Série Negra, SW Spain): Implications of zircon systematics, stratigraphy, tectonics and the Precambrian/ Cambrian boundary. *Contributions to Mineral Petrology*, 113, 289-299.

- Schemm-Gregory, M. (2011). *Lusitanispirifer lusitanensis* n. gen. et sp. - A new delthyridoid *spirifer* and its palaeogeographical implications for the Dornes Syncline (Lower Devonian, Portugal). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 50(2), 8594.
- Schemm-Gregory, M., & Jansen, U. (2005). *Arduspirifer arduennensis treverorum* n. ssp., eine neue Brachiopoden-Unterart aus dem tiefen Ober-Emsium des Mittelrhein-Gebiets (Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge). *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen*, 33, 79-100.
- Schemm-Gregory, M., & Henriques, M.H. (2012). A coleção Krantz de braquiópodes devónicos do Museu da Ciência da Universidade de Coimbra, Portugal. *Imprensa da Universidade de Coimbra*.
- Schemm-Gregory, M., & Henriques, M.H. (2013). The Devonian Brachiopod Collections of Portugal - a palaeontological heritage. *Geoheritage*, 5(2), 107-122.
- Schemm-Gregory, M., & Piçarra, J. (2011). A new endemic spiriferid genus from the Lower Devonian of Central Portugal. *Newsletter of the Palaeontological Association*, 78.
- Schemm-Gregory, M., & Piçarra, J. (2013). *Astraelenia saomamedensis* n. sp. - a new gigantic rhynchonellid species and its palaeobiogeographical implications for the Portalegre Syncline (Central Portugal). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 119(3), 247-253.
- Schindler, E. (2012). Tentaculitoids: An Enigmatic group of Paleozoic Fossils. *Earth and Life. Talent*, J. A. 479-490.
- Scotese, C.R. (2016). PALEOMAP PaleoAtlas for Gplates and the PaleoData plotter program, PALEOMAP Project, <https://www.earthbyte.org/paleomap-paleoatlas-for-gplates/>
- Sedgwick, A., & Murchison, R. (1839). Classification of the older stratified rocks of Devonshire and Cornwall. *Philosophical Magazine*, Ser. 1, 14, 241-260.
- Selosse, M.A. (2002). *Prototaxites*: a 400 million years old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or a lichen? *Mycological Research*, 106, 642-644.
- Selosse, M.A., & Strullu-Derrien, C. (2015). Origins of the terrestrial flora: a symbiosis with fungi? In M. C. Maurel & P. Grandcolas (Eds.) *Origins*. Les Ullis: EDP Sciences.
- Silva, J., Pereira, M., & Chichorro, M. (2013). Estrutura das áreas internas da Zona Sul Portuguesa, no contexto do Orógeno Varisco. In R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha e J. C. Kullberg (Eds.) *Geologia de Portugal, volume 1: Geologia pré-mesozoica*. (pp.767-786). Forte da Casa, Portugal: Livraria Escolar Editora.
- Slavík, L., Valenzuela-Ríos, J.I., Hlandil, J., & Carls, P. (2007). Early Pragian conodont-based correlations between the Barrandian area and the Spanish Central Pyrenees. *Geological Journal*, 42, 499-512.
- Soares, A.F. (2009). Recordando O Professor Doutor Carrington da Costa (1º Presidente da Sociedade Geológica de Portugal). In J.C. Kullberg, & R.B. Rocha (Eds.). *Homenagem aos Fundadores e Primeiros Sócios da Sociedade Geológica de Portugal*. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 25, 13-17.
- Soto, F. (1978a). *Crassicyclus* n. gen. (Coelenterata, Rugosa) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (NW de España). *Trabajos de geologia*. Edição 10, *Universidad de Oviedo*. 425-434.
- Soto, F. (1978b). Hipótesis sobre la morfogenia de algunas Hadrophyllidae (Coelenterata, Rugosa) del devónico inferior de la Cordillera Cantábrica (NW de España). *Universidad de Oviedo. Revista de la Facultad de Ciencias*, 17-19 (volume extraordinario), 241-249.
- Soto, F. (1983). Hadrophyllinae (Coelenterata, Rugosa) del Devónico inferior de la Cordillera Cantábrica (NO de España). *Trabajos de Geología*; 13, *Universidad de Oviedo*, Españã.
- Sousa, E.R. (2001). Saneamento ambiental I. Noções sobre a qualidade da água. Instituto Superior Tecnico de Lisboa. Departamento de Engenharia Civil e Arquitetura, Lisboa, pp.1-27.
- Streel, M. (2000). The late Famennian and early Frasnian datings given by Tucker and others (1998) are biostratigraphically poorly constrained. *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter*, 17, 59.
- Streel, M., Brice, D., Degardin, J.M., Derycke, C., Dressen, R., Grossens, E. ... Blicek, A. (1998). Proposal for a Strunian substage and a subdivision of the Famennian Stage into four substages. *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter* 15, 47-52.

- Taylor, P.D., Berning, B., & Wilson, M.A. (2013). Reinterpretation of the Cambrian 'bryozoan' *Pywackia* as an octocoral. *Journal of Paleontology* 87(6), 984–990.
- Tapanila, L. (2005). Palaeoecology and diversity of endosymbionts in Palaeozoic marine invertebrates: Trace fossil evidence. *Lethaia*. 38(2), 89-99.
- Tardent, P., & Holstein, T. (1982). Morphology and morphodynamics of the stenotele nematocyst of *Hydra attenuata* Pall. (Hydrozoa, Cnidaria). *Cell Tissue Research*, 224, 269-290.
- Technau, U., & Robert, E. S. (2011). Evolutionary crossroads in developmental biology: Cnidaria. *Development* 138, 1447-1458, *The Company of Biologists Ltd*.
- Teixeira, C. (1938). O Antracólítico do Norte de Portugal (novos elementos para a sua classificação). *Anais da Faculdade de Ciências do Porto*, 23(1), 33-46.
- Teixeira, C. (1939). Contribuição para o estudo do Estefaniano dos arredores do Porto. *Anais da Faculdade de Ciências do Porto*, 24(3), 172-191.
- Teixeira, C. (1955). *Notas sobre a Geologia de Portugal: o Complexo Xisto-Grauváquico anteOrdoviciano*. Lisboa: Empresa Literária Fluminense.
- Teixeira, C. (1981). O Eodévónico da região entre a fronteira de Barrancos e a vila de Serpa. *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa, Classe de Ciências*, 24, 105-125.
- Teixeira, C., & Gonçalves, F. (1980). *Introdução à geologia de Portugal*. Lisboa: Instituto Nacional de Investigação Científica.
- Teixeira, C., Medeiros, A.C. & Assunção, C.T. (1965). *Notícia Explicativa da Carta geológica 1: 50 000, nº 9-A, Póvoa de Varzim*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal.
- Teixeira, C., & Pais, J. (1973). Sobre a presença de Devónico na região de Bragança (Guadramil e Mofreita) e de Alcañices (Zamora). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 18, 199-202.
- Teixeira C., & Thadeu, D. (1967). Le Dévonien du Portugal. *Proceedings of the International Symposium on the Devonian System*, Calgary, 189-199.
- Torres, A.S. (1926). Subsídio para o estudo da fauna coblenziana de Rates (Região de S. Félix de Laúndos). *Associação Portuguesa para o Progresso das Ciências*. Primeiro Congresso (Porto). Setembro. Coimbra.
- Torsvik, T.H., & Cocks, L.R.M. (2016). *Earth History and Palaeogeography, Chapter 8: Devonian*. (pp. 138-158). Cambridge: Cambridge University Press.
- Twenhofel, W.H. & Shrock, R.R. (1935). *Invertebrate paleontology*. New York/London: McGraw-Hill Book Company.
- Walliser, O.H. (1996). Global events in the Devonian and Carboniferous. In O.H Walliser (Ed.). *Global Events and Event Stratigraphy* (pp. 225- 250). Berlin: Springer-Verlag.
- Weil, A.B., Van Der Voo, B., & Van Der Pluijm, B. (2001). Oroclinal bending and evidence against the Pangea megashear: The Cantabria-Asturias arc (northern Spain). *Geology*, 29(11), 991-994.
- Weil, A.B., Gutiérrez-Alonso, G., & Conan, J. (2010). New time constraints on lithospheric-scale oroclinal bending of the Ibero-Armorican Arc: a paleomagnetic study of earliest Permian rocks from Iberia. *Journal of the Geological Society*, 167, 127-143.
- Whittington, H.B. (1997). Morphology of the Exoskeleton, In R. L. Kaesler, (Ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1, Trilobita, revised. Volume 1: Introduction, Order Agnostida, Order Redlichiida*, (pp. 1–85). Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas: The Geological Society of America, Inc. & The University of Kansas.
- Wicander, R., Clayton, G., Marshall, J.E.A., Troth, I., & Racey, A. (2011). Was the latest Devonian glaciation a multiple event? New palynological evidence from Bolivia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 305, 84-92.
- Williams, A., & Hurst, J.M. (1977). Brachiopod Evolution. In A. Hallam (Ed.). *Patterns of evolution, as illustrated by the fossil record* (Vol. 5) (pp. 79-121). Amsterdam: Elsevier Science.
- Williams, A., & Brunton, H. (2000). Orthotetidina. In A. Williams, C.H.C. Brunton, & S.J. Carlson (Eds.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda revised. Volume 3: linguliformea, craniiformea, and rhynchonelliformea (part)*. Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America and University of Kansas.

- Wood, G.D., Miller, M.A., & Bergstrom, S.M. (2004). Late Devonian (Frasnian) tentaculite organic remains in palynological preparations, Radom-Lublin region, Poland. *Memoirs of the Association of Australian Palaeontologists*, 29, 253-258.
- Wright, A.J., & Strusz, D.L. (2004). Wenlock (Early Silurian) Brachiopods from the Orane District of New South Wales. *Linnean Society of New South Wales*, 125, 165-172.
- Yolkin, E.A., Kim, A.I., Weddige, K., Talent, J.A., & House, M.R. (1998). Definition of the Pragian/Emsian Stage boundary. *Episodes*, 20(4), 235-240.
- Zhao, W., Wang, N., Zhu, M., Mann, U., Herten, U., & Lücke, A. (2011). Geochemical stratigraphy and microvertebrate assemblage sequences across the Silurian/Devonian transition in South China. *Acta Geologica Sinica*, 85(2): 340-353.
- Ziegler, B. (1983). *Introduction to Paleobiology: general Paleontology*. Chichester: Ellis Horwood Ltd.
- Ziegler, W. (2000). The Lower Eifelian Boundary. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 225, 27-36.
- Ziegler, W., & Sandberg, C.A. (1997). Proposal of boundaries for a late Frasnian substage and for subdivision of the Famennian Stage into three substages. *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter*, 14, 11-12.
- Ziegler, W., & Werner, R. (1982). On Devonian stratigraphy and palaeontology of the Ardenno-Rhenish Mountains and related Devonian matters. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 55, 1-505.